


22500465715

Muskel und Sehne

Ein Beitrag zur Vergleichenden Anatomie des Muskelsystems

Von

Prof. Dr. W. Lubosch

in

Würzburg

Mit 20 Abbildungen im Text





AKADEMISCHE VERLAGSGESELLSCHAFT M. B. H.
LEIPZIG

Sonderdruck aus „Morphologisches Jahrbuch", 80, 89—178, 1937
Akademische Verlagsgesellschaft m. b. H. in Leipzig

Herrn Professor Dr. Nils Holmgren
in Stockholm

zugeeignet

Dem entgegenkommenden Entschlusse der Verlagsanstalt verdanke ich den Druck dieser Sonderauflage einer soeben im Morphologischen Jahrbuch erschienenen Untersuchung. Dadurch wird es möglich, ihre Ergebnisse, die mir allgemeinere Bedeutung zu besitzen scheinen, einem weiteren Kreise von Fachgenossen zugänglich zu machen

Würzburg, 8. August 1937

Der Verfasser

Berichtigungen:

Seite 13 Zeile 5 von unten lies: seine anstatt seiner
Seite 55 Zeile 4 von oben lies: Myo- anstatt Hypo-

Einleitung.

»Ich bin auch nicht der Meinung, die Anatomie als Wissenschaft solle sich auf das Gebiet der Physiologie ausdehnen. Wir lassen gern diese selbständige Disziplin ihre eigenen Wege gehen.«

MAURER 1912.

»Während man auf anderen Gebieten zwischen der Lage eines Organes und dem gröberen und feineren Bau desselben einerseits und seiner Funktion andererseits unterscheidet und die Untersuchung der vorliegenden Probleme nach dieser Scheidelinie unter Anatomie und Physiologie teilt, hat man, was die Bewegungsorgane, Muskeln und Gelenke und die Funktion derselben betrifft, ein anderes Verfahren gewählt . . . Die Probleme, welche für die spezielle Muskelphysiologie vorliegen, können auch nicht von der Anatomie behandelt werden, weil sie sich nicht mit Hilfe von anatomischen Methoden lösen lassen. Die Aufklärungen der anatomischen Lehrbücher über die speziellen Funktionen der Muskeln bekunden es deutlich genug, daß man auf diese Weise nicht weiter kommt. Dies soll nicht den Anatomen zum Vorwurf gereichen: man kann es nur anerkennen, daß sie es zu schätzen verstanden, daß auf diesen Gebieten gewisse Probleme vorliegen, eine Tatsache, welche die Physiologen, denen die Arbeit natürlich zufällt, in der Regel gänzlich übersehen haben.«

LINDHARDT 1932, S. 345.

Diese Worte zweier Forscher, die sich in der Untersuchung der Anatomie und Physiologie des Muskelsystems unvergängliche Verdienste erworben haben, setze ich an die Spitze der Mitteilung meiner eigenen Untersuchungen, um deren Aufgabe und Ziel

abzugrenzen. Es handelt sich um anatomische Untersuchungen, die sich die Aufgabe stellen, »zu sehen was man sehen kann und sichtbar zu machen, was man nicht sehen kann« (HUZELLA)[1]. Die ermittelten Einzelheiten werden nach anatomischen Gesichtspunkten verglichen und nach wohlbegründeten Theorien der Formbildung beurteilt. Physiologische Fragen liegen nahe und können nicht ganz unberücksichtigt bleiben, immer aber mit dem Vorbehalt, daß dies außerhalb der Zuständigkeit des Anatomen liegt. Alle Strukturen, die ich zu schildern habe, sind nur lebendig tätig vorzustellen, aber zu ermitteln waren sie nur durch Zergliederung des toten Objektes. Wir dienen dem Fortschritt unserer anatomischen Wissenschaft, wenn wir es vermeiden, unsere Beobachtungen funktionell zu beurteilen, ohne die dazu erforderlichen physiologischen Methoden zu beherrschen. Die Untersuchungen von LINDHARDT (1926, 1932), die merkwürdigerweise in Deutschland, trotzdem HÄGGQUIST mehrfach auf sie hingewiesen hat, ganz unbekannt geblieben sind, geben ein warnendes Beispiel[2]. Die Physiologie des Muskels ist eine sehr wesentlich andere, als wir uns das vorgestellt haben, und Tatsachen aus dem feineren Bau des Muskels, die z. T. schon lange bekannt waren, sind für das Verständnis der Tätigkeit des Muskels entweder gar nicht verwertet oder falsch beurteilt worden.

Das Schrifttum habe ich eingehend berücksichtigt, nicht einer sozusagen dekorativen Vollständigkeit wegen, sondern weil vieles, was seit Dezennien bekannt ist, in der heutigen Lehrbuch-, ja z. T. Handbuchliteratur nicht ganz oder überhaupt nicht zu seinem Rechte gelangt. Da ich manchen Tatbestand erst selbst in zeitraubender Arbeit aus dem älteren Schrifttum herauszuarbeiten hatte, so ist es billig, die Ergebnisse dieser Arbeit auch zur Kenntnis zu bringen.

In den ersten drei Abschnitten sind eigentlich drei selbständige Untersuchungen enthalten, die scheinbar keinen unmittelbaren Zusammenhang miteinander haben. Sie haben jedoch ihren Ausgang von einer bestimmten Frage genommen, die mich seit Jahrzehnten beschäftigt hat, derjenigen nämlich, wie sich stammesgeschichtlich die Sehne und die Befestigung der Muskeln am Skelett entwickeln. Da sich der Zusammenhang der drei ersten

[1] Eröffnungsrede auf der Versammlung der Anatomischen Gesellschaft 1935.

[2] Vgl. Nachtrag S. 90.

Abschnitte im letzten Abschnitte ergibt, so kann ich auf eine einleitende Entwicklung der Fragestellung verzichten.

Als Material dienten für die makroskopischen Untersuchungen des I. Abschnittes die dort erwähnten Fische und Urodelen. Für die mikroskopischen Untersuchungen wurde folgendes benutzt: Acanthias vulgaris 1 junges und 1 erwachsenes Exemplar, Stücke der Rumpfwand; Chimaera monstrosa 1 erwachsenes Exemplar, Stücke der Rumpfwand; Proteus anguineus erwachsen, dorsale Rumpfmuskulatur; Siredon pisciformis erwachsen, M. subkeratobranchialis mehrerer Segmente, Mm. levatores arcuum branchialium, M. adductor mandibulae posterior. Axolotl: Ursprung des M. pectoralis am Coracoid; M. levator arcus branchialis I; M. subkeratobranchialis; dorsale Rumpfmuskulatur; M. coracohyoideomandibularis, Muskulatur der vorderen Extremität. Triton taeniatus erwachsen, Querschnitt durch die Rumpfmuskulatur, Häutchenflächenpräparat des gesamten M. transversus abdominis. Salamanderlarve von 12 mm Länge verschiedene Muskelisolationspräparate. Salamandra maculata erwachsen, Insertion des M. rectus abdominis an der Symphyse, dorsale Rumpfmuskulatur, Muskulatur der vorderen Extremität, Muskulatur der hinteren Extremität, Insertionszacken des M. transversus abdominis. Tejus spec? erwachsen: M. rectus superficialis, M. trapezius Ursprung; M. serratus Schultergürtel- und Rippenursprung, Mm. intercostales mit Rippenbefestigungen; M. deltoides scapularis superior Ursprung von dem Suprascapulare, M. subcoracoscapularis, Insertion am Humerus. Alligator lucius junges Exemplar, etwa 30 cm lang: M. extensor iliotibialis, M. femorotibialis (vastus) medialer Anteil, Bauchmuskelinsertion am Os ischii, Insertion des M. puboischiofemoralis, M. flexor digitorum sublimis (Sehne), M. gastrocnemius, M. flexor digitorum fibularis, Ursprung. Maus Bauchmuskeln und Rectusscheide. Mensch (Hingerichteter) Ursprung des M. tensor fasciae latae, Inscriptio tendinea des M. rectus abdominis und verschiedene Muskeln eines lebensfrisch fixierten Embryos[1] von 13 cm Sch.-St.-Länge (23 cm Gesamtlänge).

Die Fixierung war in Formol (5%) oder Stievescher Flüssigkeit (Injektion) erfolgt. Die Stücke wurden erst nach der Fixation herauspräpariert. Die Schnitte entstammten zum Teil vollständig aufgelegten, meist mit bestimmten Unterbrechungen aufgelegten Schnittreihen. Eine Anzahl von Schnittreihen wurde mit dem Gefriermikrotom hergestellt (Gelatineeinbettung). Von größeren Objekten wurden nur einzelne (auch Gefrier-)Schnitte hergestellt. Die Färbungen waren die für Übersichtsbilder und elektive Darstellung des kollagenen Gewebes üblichen: Hämatoxylin-Eosin, Vanadiumhämatoxylin, Eisenalaunhämatoxylin mit Nachfärbung mit Säurefuchsin, van Gieson-Azanfärbung und Färbung mit Resorcinfuchsin. Die Dicke der Schnitte schwankte je nach dem Objekt zwischen 5 und 20 μ; in besonderen Fällen wurde auf 3 μ hinab- oder auf stärkere Dicke hinaufgegangen.

Für die Lupenpräparationen des I. Abschnittes und für die

[1] Die Fixierung dieses Embryos war zur Verwendung zu anderen Zwecken durch Injektion einer 2%igen Essigsäurelösung und nachfolgender Injektion von 0.5%iger Osmiumsäure von der Aorta aus erfolgt.

Herrichtung der Präparate zur polarisationsmikroskopischen Untersuchung habe ich das Leitzsche Präparierstativ mit den binokularen Lupenkörpern für schwache und starke Vergrößerungen (bis 30fach) benutzt. Als Lichtquelle dienten die Leitzschen Mignonlämpchen, die mit geeigneten Filtern das Gesichtsfeld ausreichend erhellen, ohne zu blenden. Für die Untersuchungen im polarisierten Licht wurde das Leitzsche Polarisationsmikroskop mit binokularem Aufsatz, und für die makroskopischen Zeichnungen, von denen hier nur zwei reproduziert werden, der Zeichenapparat nach Mez benutzt. Unentbehrlich für derartige Arbeiten ist auch der Zeichenapparat nach G. Wetzel (Zeichnung großer Objekte, Umzeichnungen, Verkleinerungen). Ich habe das sehr handliche, kleine Modell mit exakter Vergrößerungs- und Verkleinerungsskala verwendet.

I. Abschnitt.

Das Bindegewebsgerüst des Seitenrumpfmuskels bei Fischen und Urodelen und die Einlagerung der Muskelfasern in dasselbe.

a) Makroskopische Beschreibung.

Die Aufgabe, die ich mir gestellt hatte, bestand darin, in einer Anzahl von Rumpfmyotomen das gesamte Bindegewebsgerüst darzustellen, um unabhängig von Schnittpräparaten den Faserverlauf und die Beziehungen zum Skelett übersehen zu können. Die älteren Bearbeitungen des Muskelsystems haben wohl die Myoseptenlinien und die Faszien berücksichtigt (Schneider 1879, Goeppert 1895, Vicström 1897, Bütschli 1910, Maurer 1910, 1912, Humphry 1870/71) oder die Gestalt der Myotome dargestellt (Vicström 1897, Langelaan 1904, Knauer 1910, Danforth 1913, Dietz 1913, Nishi 1922/23 und 1925); die isolierten Septen hat Allis in seinem Amia- (1897) und Scomberwerk (1903) abgebildet, aber ohne Rücksicht auf die hier behandelten Fragen. Einzelheiten des Aufbaues des fibrösen Skeletts sind bei einigen dieser Autoren, vor allem bei Sella (1924) berücksichtigt.

Die Technik der Untersuchung war die makroskopische Präparation. Zuerst wurde die oberflächliche Faszie dargestellt und mit ihren Faserrichtungen gezeichnet. Sie wurde im Ganzen abgelöst und ihr Gehalt an kollagenen und elastischen Fasern, sowie die Anordnung dieser Elemente mikroskopisch festgestellt. Dann folgte die Auslösung der gesamten Muskelfasern im Bereich der gewählten Segmente. Diese Arbeit ist mühselig, gelingt aber bei Benutzung einer sehr spitzen Pinzette und feinster Nadeln (sog. »Perlnadeln«). Die gesamte

Präparation erfolgte unter Wasser bei guter Beleuchtung unter starker (bis 30facher) Lupenvergrößerung. Von Amphibien wurden Salamander in mehreren Exemplaren, von Fischen ein junger und ein erwachsener Acanthias (80 cm), ein (ohne Kopf) 26 cm langer Scaphirhynchus cataphractus und ein 60 cm langer Polypterus untersucht. Maßgebend für diese Auswahl war die Absicht, alle drei Arten von Rippen hinsichtlich ihrer Beziehungen zum fibrosen Skelett beurteilen zu können.

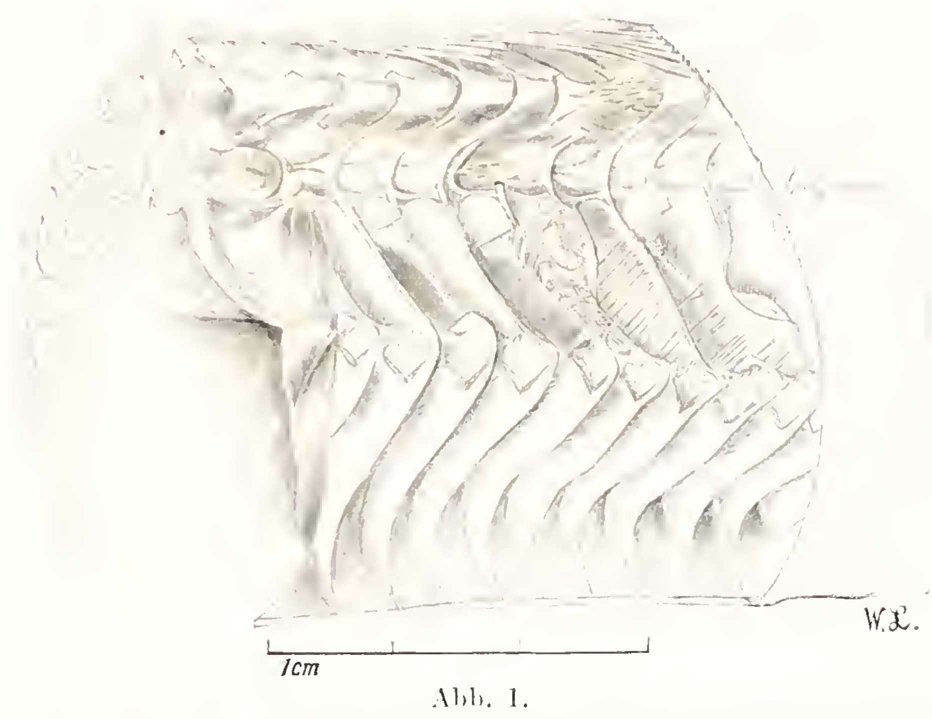


Abb. 1.

Bindegewebsgerüst des 6.—14. Segments der Rumpfwand eines 26 cm (ohne Kopf) langen Scaphirhynchus cataphractus. Blick auf die linke Körperseite von kranial her gesehen. Das 2., 4. und 7. Septum (von links gerechnet) ist reseziert. Im 5. Septum sind die Septumfasern nach einem mikroskopischen Präparat in entsprechender Verkleinerung exakt eingetragen. Rechts davon sind die im Text erwähnten Ursprungsfasern des M. obl. abd. inferior in zwei Segmenten eingetragen. Die elastischen Fasern rechts unten und am Rande sind nach mikroskopischen Präparaten, aber in viel zu großem Maßstabe gezeichnet. In der dorsalen Muskulatur ist die Verbindung der Septenkegel im 2., 3. und 7. Segment durchschnitten dargestellt, um die sehnige Auflösung der Kegel zu zeigen. Im 7., 9. und 12. Segment ventral Blick auf die innere Bauchfaszie, im 11. Segment unter der Sehnentaserung Muskelfasern des M. obl. abd. superior erhalten. An den ventralen Abschnitten der Septen die Ursprünge des M. obl. abd. inferior abgetragen. Sie begrenzen eine schief nach kaudal und ventral geneigte Linie, die Maurer als »*xy*-Linie« bezeichnet. Rechts davon Einstrahlung in die Faszie.

Der Beschreibung lege ich das von Scaphirhynchus gewonnene Präparat zugrunde (Abb. 1). Die mit der Lederhaut, besonders den Schuppentaschen verwachsene oberflächliche Faszie (rechts in Abb. 1) besteht aus sehr eng gefügten, sich unter rechtem Winkel kreuzenden, kollagenen, sehr feinen Fasern, verdiente also mit Rücksicht hierauf die Bezeichnung »Faszie« eigentlich nicht, wenn nicht daneben derbere, annähernd senkrecht zu

den Muskelfasern verlaufende Züge vorhanden wären. Diese werden von Faserzügen gekreuzt, die in der Richtung der Septen verlaufen und mit diesen fest verwachsen sind. Sehr feste Verwachsungen liegen auch am Septum laterale vor, an das die oberflächliche Faszie mit sehnigen Zipfeln segmentweise herantritt (vgl. Abb. 1, rechts). Beim Ablösen der Faszie läßt sich ferner feststellen, daß sie auch mit den Perimysien zwischen den Fleischfasern der Myotome in Zusammenhang steht.

Im Bereich der dorsalen Muskulatur haben die Muskelfasern, infolge der Anordnung in drei Muskelkegeln, gebrochenen Verlauf [nicht gerade in der Längsrichtung, wie Maurer (1912) mehrfach angibt]. Demnach wird auch der zu beobachtende, gekreuzte Verlauf der Faszienfasern gefordert, die von der Seitenlinie gegen die dorsale Mittellinie aufsteigen. Im Bereiche der dorsalen Kegel (»*D* 3« nach Nishi 1922/23 und 1925) ordnen sie sich zu Zügen an, die senkrecht gegen die großen unpaarigen Schuppen emporziehen.

In der gesamten Faszie ist ein Netz von elastischen Fasern entwickelt; das Netz ist im allgemeinen sehr engmaschig, nur im Bereich des Muskelschenkels *by* (nach der Terminologie Maurers = ventralem Teile des M. obl. inferior) kommen steilgestellte, längliche Maschen vor. Elastische Membranen fehlen.

Besonders zu erwähnen ist ein sehniger, in die Faszie eingewebter Zug, der in der Richtung des Ursprunges des M. obliquus inferior von kaudal nach kranial verläuft. Er läßt Fasern dieses Muskels entspringen (s. unten).

Die feste Verwachsung der Faszie mit der Haut hebt Maurer (1912) für Lepidosiren hervor; bei Amphiuma (Maurer 1910) ist sie mit Haut und Muskulatur besonders fest verbunden. Cords (1922) bringt die festere Verbindung zwischen den Inscriptiones tendineae und der Haut bei Urodelen mit der gürtelförmigen Anordnung der Hautdrüsen in Zusammenhang. Sella (1924a) erwähnt für Teleostier die besonders innige Verbindung der Haut mit der Faszie an den drei Linien, durch die sich die größte Kraft überträgt: Seitenlinie, dorsaler und ventraler Mittellinie.

Die Faszie läßt sich im Zuge der Septa transversalia nur scharf schneidend ablösen. Diese bekannte (s. oben) Tatsache beruht darauf, daß die in den Septen gegen die Faszie verlaufenden kollagenen Fasern in der Faszie ihre Fortsetzung finden. (In der Abb. 1 an der Schnittlinie der Faszie unterhalb des Septum

laterale angedeutet.) Die frei zutage tretenden Zickzacklinien sind also Kunstprodukte.

Diese Linien zeigen den bekannten Verlauf, auf dessen Darstellung nicht eingegangen zu werden braucht, da ihn MAURER auch für Scaphirhynchus sehr genau schildert.

In einigen Punkten zeigte mein Exemplar Abweichungen. Der Schenkel α (M. obl. superior) grenzte nach ventral sofort an die Schenkel $b\beta$ und γ (M. obl. inferior). Ein Schenkel $b\chi$ (M. obl. medius) fehlte, und mein Exemplar verhielt sich demnach wie Acipenser. Ich vermißte aber auch die nach MAURER für Acipenser bezeichnende Überlagerung von $b\chi$ durch $b\beta$ und die nach MAURER dazwischen entwickelte Faszie (s. unten). Die von MAURER erwähnte Unterbrechung der Muskulatur an der ventralen Grenze von Schenkel α war nur andeutungsweise vorhanden; ein Septum sublaterale war nur angedeutet als quere Verbindung zwischen Fascia interna und Transversalsepten (an der kranialen Schnittlinie der Abb. 1). Die Linie »*xy*« (MAURER, Die kraniokaudal und dorsiventral verlaufende ventrale Grenze des M. obl. superior)[1] ist vorhanden und läßt, wie in dem MAURERschen Exemplar, die Enden der Rippen nicht zutage treten.

Nach Auslösung der Muskulatur zeigte das Bindegewebsskelett das in Abb. 1 naturgetreu dargestellte Verhalten. Im dorsalen Bereich bestehen drei Kegel. Sie entsprechen den Kegeln *Da*, *Db* und *Pd* (»pleurodorsal«) von DIETZ (Teleostier, 1913) und den Kegeln D_3, D_2, D_1 von NISHI (1922/23). Hinsichtlich der Proportionen gleichen sie am meisten den von LANGELAAN (1904) für Acanthias beschriebenen. Der ventralste Kegel reicht bis zum Septum laterale, seine dorsal-mediale Wand setzt sich in die ventrolaterale des mittleren Kegels fort. Beide Kegel erstrecken sich je über zwei Segmente; der ventrale liegt im Bereiche der Wirbelkörper, der mittlere im Bereiche der Wirbelbogen. Der dorsalste Kegel entfaltet sich aus der dorsomedialen Wand des mittleren Kegels. Er schließt sich medial an die Processus spinosi an und erstreckt sich über vier Segmente. Die Präparation der Kegel ist erschwert, weil ihre Wände und besonders ihre Spitzen sehnig aufgelöst sind. (Am 5. ventralen und 3. mittleren Kegel von rechts dargestellt.) Das gleiche beschreibt DIETZ für Pleuronectes. Bei Acanthias und Polypterus habe ich das vermißt; hier lassen sich die Muskeln glatt auf stumpfem Wege auslösen.

Hinsichtlich des Septum laterale gilt die von GOEPPERT (1895) für Acipenser gegebene Darstellung. Es tritt nicht an die Wirbelsäule, sondern an die Basalfortsätze. Eine selbständige

[1] Vgl. die Erklärung von Abb. 1.

Bildung stellt es indes nicht dar: wird es als solche präpariert, so werden all seine funktionell wichtigen Verbindungen zerstört (s. unten S. 20).

Im Bereiche der ventralen Muskulatur sind die Septen zwischen der oberflächlichen Faszie (Außenkante) und der inneren Bauchwandfaszie (Innenkante) ausgespannt. Die Innenkante folgt den Rippen und deren fibrösen Fortsetzungen. Die Rippen sind »ventrale« (»Pleuralrippen«) und nehmen wie bei Acipenser von kranial nach kaudal ab. Bis zum 8. Segment reichen sie bis in die Linie »*xy*«. Dann werden sie kürzer und nehmen die Gestalt spitzer Spangen an. Ein breites Perichondrium hüllt sie ein. Die Sehnen der Muskelfasern des M. obl. abd. sup. treten nahezu senkrecht zur Rippe gerichtet in das Perichondrium ein. Von der Spitze der Rippe setzt sich das Perichondrium in segmentalen Zügen fort. Von der Linie *xy* aus ziehen diese Linien in scharfem Winkel nach kranial und ventral und biegen im Schenkel *by* (dem ventralen Abschnitt des M. obl. inf. mit geradem Faserverlauf entsprechend) nach kaudal und ventral um.

Infolge dieses Verlaufes der Innenkante bilden die Septa gegen das Septum horizontale tiefere, nach kaudal offene Taschen. Es sind die einzigen kegelartigen Bildungen, die im ventralen Rumpfgebiet von Scaphirynchus vorkommen.

Nach Nishi müßten sie als »v_1«, nach Dietz als *Pv* (pleuroventral) bezeichnet werden. Der Kegel *V* (Dietz), der bei Teleostiern durch eine Kranialbiegung der Septen entsteht, fehlt hier, da die entsprechende Biegung fehlt. Sie fehlt bei Teleostiern auch bei Gadus und Trigla, deren Septen demnach auch denen von Scaphirhynchus ähnlich sind. — Einer Einteilung der Rumpfmuskulatur auf Grund der Faltungen (Nishi) kann meines Erachtens wegen der offensichtlichen starken Abweichungen in der Septenbiegung der Vorzug vor der älteren, Maurerschen, daher nicht gegeben werden. Dagegen besteht das Problem der Ursachen oder Bedingungen dieser Faltungsverschiedenheiten (s. unten).

Da die Außenkante der Septen kaudal geneigt ist, so ist der Kegel etwa zwei Segmente tief; die Außenkante beschreibt dann gegen die Linie *xy* einen kaudalwärts immer schärfer ausgeprägten kaudal gerichteten Knick und wendet sich von da aus in leichtem Bogen nach kranial-ventral; sie erreicht dadurch engeren Anschluß an die Innenkante. Das Septum verstreicht dann, indem beide Kanten sich vereinigen. Die Septen decken sich dachziegelartig und schließen je ein tiefes Fach ein, das sich dorsalwärts in dem Kegel noch besonders vertieft.

Im ganzen stellt jedes Septum somit zwei höhere Platten dar (im Schenkel *a* und Schenkel *b*), die durch eine niedrigere Platte (im Bereiche der Linie *xy*) verbunden werden. Diese niedrigere Platte steht in Beziehung zu dem Septum sublaterale.

MAURER (1912, S. 102) mißt der Linie *xy* morphologisch eine große Bedeutung bei, weil hier bei Selachiern und Knorpelganoiden die Überschichtung des M. obl. inferior über den M. obl. medius stattfindet. Er betont jedoch, daß das Zustandekommen dieser Linie stammesgeschichtlich nicht verständlich sei. Er spricht die Vermutung aus, daß die Linie *xy* die Stelle markiere, längs welcher die Muskelknospen zu den Extremitäten abgestoßen worden seien, ohne die Schwierigkeiten, die sich dieser Vermutung entgegenstellen, zu übersehen. Im vorliegenden Falle ist die Existenz dieser Linie durch die hier schon geringe Dicke der Rumpfwand und die im Verhältnis dazu stärker vorspringenden sehnigen Ursprungsbündel des M. obl. inferior gegeben (s. unten bei Septum sublaterale).

Bemerkenswert ist der Faserverlauf in den Septen. Von der Innenkante steigen (im 5. Septum von links, Abb. 1) kompakte Bündel kollagener Fasern gegen die Außenkante auf, gegen die sie sich fächerartig ausbreiten. Sie liegen innerhalb der Platte, haben also nichts mit den Perimysiumstreifen zu tun, die ihr außen aufliegen. Von der Außenkante strahlen diese Züge dann in die oberflächliche Faszie aus. Die meisten der oben beschriebenen, weiterhin in der Faszie verlaufenden Fasern stammen also aus den Septen und gehen von der Innenkante (Perichondrium der Rippen, Faserzüge der inneren Bauchfaszie) aus. Abgesehen von diesen transversalen Zügen besitzen die Septen auch Züge, die in der Längsachse der Septen liegen und gegen die Linie *xy* verlaufen; sie verbinden demnach die Region des Septum laterale mit ventral gelegenen Teilen des Bindegewebsgerüstes.

Aus der Anordnung geht deutlich hervor, daß die Septen nicht nur senkrecht zu ihrer Oberfläche beansprucht werden (durch die Myomeren), sondern auch parallel zu ihrer Fläche, d. h. sie werden zwischen Innen- und Außenkante und zwischen Septum laterale und ventraler Mittelinie ausgespannt. Dies ist nur möglich, wenn die Entfernung zwischen Innen- und Außenkante vergrößert werden kann und vergrößert wird. Die sich kontrahierende Muskulatur selbst drängt durch ihre Verdickung die Faszie nach außen. Die Kontraktion der tiefsten, subvertebralen Fasern des M. obl. superior (= M. obl. medius von Acipenser und Scaphirhynchus bei MAURER) führen Rippen und Septen baucheinwärts und kaudalwärts. Dies ist eine der Bedingungen,

unter denen die Septen festgestellt werden, um den Muskelzug auf die Wirbelsäule wirksam zu machen (vgl. auch bei Goeppert 1895).

Die Ursprünge des M. obl. inferior machen das Bindegewebsgerüst um weitere Formbestandteile reicher. Nur kranialwärts entspringen Zacken dieses Muskels von den Spitzen der Rippen. Wo diese sich in die Tiefe der Rumpfwand zurückziehen, liegen die Ursprünge an den fibrösen Fußleisten und den niedrigen Septenanteilen im Bereich der Linie *xy*. Es entspringen aber auch Muskelfasern von sehnigen Fasern, die von dem kaudal folgenden Septum im Bereiche des M. obliquus superior ausgehen (schematisiert angedeutet im 6. Segment von kranial). Je weiter kaudal also die Muskelursprünge liegen, d. h. je weiter sie gleichzeitig nach ventral rücken, desto länger werden diese sehnigen Ursprünge. Diese Fasern bilden schließlich in kaudalen Segmenten eine fast zusammenhängende Platte zwischen zwei Septen, die die Fleischfasern des M. obl. superior durchsetzt. Sie erreichen dann die Fasern des M. obl. inferior nicht mehr unmittelbar, sondern durch Vermittlung des vorhergehenden Septums (im 7. Segment angedeutet): sie versteifen bei gleichzeitiger Wirkung des M. obl. abd. superior dies Septum gegen den Zug der Zacken des M. obl. inferior.

Faßt man, wie Maurer dies anscheinend tut, diese Züge als Faszie zwischen M. obl. superior und dem versenkten M. obl. medius auf, so entspringen Fasern des M. obl. inferior von dieser Faszie. Da man aber kranialwärts das Zurücktreten dieser Züge und ihr Verschwinden feststellen kann, so halte ich ihre Zurückführung auf sehnige Ursprünge des genannten Muskels, nicht auf eine zusammenhängende Faszie, für gesichert.

Daß der M. obl. inferior auch in der oberflächlichen Faszie selbst Ursprünge besitzt, wurde oben erwähnt. Er ist also auch Faszienspanner und dadurch zugleich integumentaler Muskel im strengeren Sinne des Wortes.

Nach innen wird das Bindegewebsgerüst durch die innere Bauchfaszie abgeschlossen. Bei den Dipnoern, die einen echten M. obl. internus nach Art der terrestrischen Tiere erworben haben, wird von Maurer (1912) eine innere Bauchfaszie beschrieben mit einem Faserverlauf, wie ihn der spätere M. transversus abd. besitzt. Bei den übrigen Formen, die eines M. obl. internus noch entbehren, beschreibt Maurer eine solche innere Faszie nicht. Sie ist bei Scaphirhynchus sehr dick, aber schwer von der Muskulatur

ablösbar und gar nicht von den Innenkanten der Septen. Sie hat Atlasglanz und ist als Faszie dadurch gekennzeichnet, daß sie ganz streng senkrecht zur Richtung der Muskelfasern gefasert ist. Dadurch erhält sie im Bereiche des Schenkels *a* (vgl. die rechte Körperhälfte der Abb. 1) die Faserrichtung des späteren M. obl. internus der Dipnoer, einzelner Teleostier und der terrestrischen Tiere. Ich möchte diese Tatsache für spätere Erörterungen dieser Abhandlung festhalten (s. später S. 81).

Im Anschluß an diese Darstellung sollen die Verhältnisse des Bindegewebsgerüstes von Acanthias und Polypterus nur kurz abgehandelt werden.

Eine oberflächliche Faszie ist bei Acanthias als einheitliches Blatt kaum darzustellen. Senkrecht zur Richtung der Muskelbündel, also wie diese wechselnd, ziehen silberglänzende Fasern, die aber der Lederhaut sehr eng anhaften. Besonders im Bereich der Mm. obliqui medius und inferior ist die Ablösung der Haut sehr schwer. Im Bereich dieser Muskeln (Schenkel, $b\beta$, $b\gamma$ MAURERS) finde ich auch die Muskelbündel (Fleischfasern) viel schmaler als beim M. rectus superior (Schenkel *a*) und der dorsalen Muskulatur. Die Muskulatur steht hier demnach in viel innigerer Beziehung zur Haut als bei dem schuppenbesetzten Ganoiden, was sich auch am toten Fisch durch die Faltungen des Integuments erkennbar macht.

Die Septen beschreiben die an der Oberfläche bekannten Zickzacklinien. Im dorsalen Gebiet befestigen sie sich an den Dornfortsätzen, am Wirbelbogen und Wirbelkörper und sind an diesen drei Streifen zu den Kegelmänteln ausgebogen, die ähnlich wie bei Scaphirhynchus gelagert sind. Das von LANGELAAN sehr genau beschriebene und abgebildete Myotom gibt auch die Gestalt der es begrenzenden beiden Septen wieder. Nach Bildung der ventralsten Kegel (D_1 von NISHI) treten die Septen der Anordnung der Rippen folgend auf das Septum laterale. Sie setzen sich dann ventral von diesem in die Septen der ventralen Muskulatur fort. Eine Verschiebung der ventralen Myotomteile gegen die dorsalen um eine halbe Myotombreite, wie sie LANGELAAN beschreibt, habe ich nicht feststellen können.

Das Septum laterale ist zart und durchsichtig; es ist muldenförmig eingesenkt, weil es den ventralsten Kegel der dorsalen Muskulatur bis zu seiner halben Höhe umhüllt. Hier findet sich demnach jener Knick des Gesamtmyotoms, den LANGELAAN festgestellt hat. Man kann daher die Oberfläche des Gesamtmyotoms nicht in einer Zeichenebene wiedergeben. Dringt man stumpf längs des Septum laterale ein und legt dies bis zum Basalfortsatz des Wirbels frei, so klappen dorsale und ventrale Muskulatur in einem Winkel auseinander. Dieser Eingriff ist erforderlich, um die Lage der Rippen zu den Septen festzustellen. Ventralwärts sind an den Septen zwei Abschnitte zu unterscheiden. Der eine reicht vom Septum laterale bis zu der MAURERschen Linie *xy*. Entsprechend der größeren Dicke der Rumpfwand sind die Septen hier zwischen Septum laterale, Außen- und Innenkante noch breit, sie stehen mit ihrer Fläche schief zur Wirbelsäule nach kaudal geneigt, bilden also nach kranial sehr tiefe Nischen, und ein senkrechter Schnitt trifft immer drei Septen,

In diesen Nischen liegt der M. obl. superior, dessen grobe Bündel fast doppelt so dick sind als die der ventral folgenden Muskeln. Längs der Linie *xy* sind die Nischen geschlossen: longitudinale Bindegewebsbündel, die sich aus den Septen fortsetzen, bilden das Septum sublaterale, das zur inneren Bauchfaszie tritt. Somit ist auch die Muskulatur hier völlig unterbrochen.

Auf die Bedeutung des Septum sublaterale für die Beurteilung der Muskulatur möchte ich hier nicht eingehen; ich verweise dafür auf Humphry (1870/71), Vicström (1895), Knauer (1910) und Maurer (1912).

Die Septen ventral vom Septum sublaterale bilden nicht (wie besonders Humphry hervorhebt) die Fortsetzung der dorsaleren, erheben sich vielmehr in halber Segmentbreite verschoben vom Septum sublaterale. Auch finde ich, daß die Muskelbündel des M. rectus inferior nicht das Septum sublaterale zum Ursprung benutzen, sondern außer von ihrem eigenen Septum transversum mit einzelnen Zacken von den ventralsten Enden der Septa des M. rectus superior entspringen, ähnlich also wie in stärkerer Ausbildung bei Scaphirhynchus. Hierdurch wird der Zusammenhalt der in der Linie *xy* getrennten Muskulatur aufrechterhalten.

Die Bauchwand nimmt von hier gegen die ventrale Mittellinie an Dicke so weit ab, daß sie einige Millimeter von dieser entfernt muskelfrei ist. Die Septen werden niedriger und verstreichen schließlich. Dicht unter dem Septum sublaterale bilden sie flache, kranialwärts gewendete Nischen. Die V. abdominalis lateralis, lateral von der Bauchfaszie gelegen, stellt ein wichtiges Strukturelement auch für das Skelett dar. Sie ist von einer mächtigen Adventitia umgeben, und die dadurch entstehende Verdickung macht sich auch bei Betrachtung der Rumpfmuskulatur von außen her geltend. Sie verläuft etwa parallel der Linie *xy* dort, wo die Septen in sanftem Bogen kaudalwärts umbiegen und die Faserrichtung des M. obl. inferior in die eines M. rectus übergeht (Schenkel *by*). Die in der Längsrichtung des Tieres verlaufenden Perimysien zwischen den Muskelbündeln konvergieren gegen die Adventitia des Gefäßes, was auf Querschnitten gut sichtbar wird.

In ganzer Länge wird daher dies wichtige Gefäß unter dem Einfluß der Muskelaktion gehalten und seinen hemmenden Einflüssen entzogen.

Gegen die muskelfreie ventralste Zone bilden die Septen den kaudal gerichteten, nach kranial offenen Winkel, deren ventraler Schenkel sich mit fibrösen Zügen der inneren Faszie vereinigt; die daraus entstehenden platten Bündel überschreiten die Mittellinie und kreuzen sich nach Art einer Linea alba mit denen der anderen Seite. Dabei besteht das Verhältnis, daß die Septenzüge der einen Seite, d. h. die unter Muskelwirkung stehenden, in die oberflächliche Faszie der anderen Seite auslaufen; man kann also die oberflächliche Faszie der rechten Körperhälfte als die Aponeurose der Rumpfwandmuskulatur der linken Hälfte ansehen und umgekehrt.

Die innere Bauchfaszie läßt sich selbständig kaum darstellen; sie ist jedoch deutlich durch Züge ausgezeichnet, die jeweils senkrecht zur Richtung der Muskelfasern gerichtet sind.

Besonders einzugehen ist noch auf die Einlagerung der Rippen in das Bindegewebsgerüst. Für die gröbere Betrachtung (Goeppert

1895) liegen sie in der Schnittebene der Septa transversalia und des Septum transversum. Bei eingehender Lupenpräparation läßt sich jedoch feststellen, daß die Rippe mit ihrem Hauptteil noch im Fuße des dorsalen Septum transversum liegt. Man vermag stumpf die Verbindung dieser Muskelkegelfußlinie vom Septum transversum zu lösen; geschieht das, so geht die elastische Rippe mit dem Septum in die Höhe. In natürlicher Lage bedeckt sie die das Septum laterale durchsetzende Linie des Sept. transv. ventrale. Bei starker Lupenvergrößerung sieht man silberglänzende, zarte Bänder zwischen beiden Kanten der Rippe und dem Septum transversum ausgespannt. Entsprechend GOEPPERTS Angaben finde ich auch, daß die Spitze der Rippe unter das Septum transversum tritt, also in den Bereich der ventralen Muskulatur. Die tiefsten Fasern des dorsalen Muskels nehmen, vom fibrösen Septum kommend, Befestigung an den Rippen, insofern, als deren kurze Sehnen senkrecht zur Längsachse der Rippe in deren Perichondrium ausstrahlen.

Das fibröse Skelett eines erwachsenen Polypterus erweist sich gegenüber der Muskulatur als stark conservativ. Die Muskulatur ist im ventralen Bereiche (MAURER 1912) zur Höhe der Differenzierung in einen M. obl. abd. ext. und M. abd. internus gelangt, mit einem zweischichtigen, an jene angeschlossenen M. rectus abd. Entfernt man jedoch diese Muskeln, so erhält man einheitliche Septen, die keine Andeutung einer der Gliederung der Muskulatur entsprechenden Sonderung darbieten. Es besteht also die wichtige Feststellung MAURERS zu Recht, daß sich alle Gliederungen der Muskulatur innerhalb der gegebenen Septen vollziehen, die ihnen die Richtung ihrer Verschiebung und Verlagerung anweisen.

Im einzelnen weicht hinsichtlich der dorsalen Septenkegel Polypterus von den beiden zuerst beschriebenen Formen dadurch ab, daß nur zwei von ihnen bestehen: die D_1 (NISHI) entsprechenden, kranialwärts gewendeten fehlen; die kaudalwärts gerichteten mittleren dehnen sich hier bis zum Septum laterale aus; dieses hebt sich von den Basalfortsätzen der Wirbel ab (vgl. GOEPPERT 1895, Fig. 7 und 8) und steigt laterodorsal in die Höhe, die kräftigen dorsalen Rippen einschließend.

Der Rumpf bildet im Querschnitt ein Oval mit horizontal liegender größerer Achse. Dort, wo die Oberfläche dieses Ovals von der dorsalen in die ventrale Fläche umbiegt, liegt der Übergang der schrägen Muskelfasern in die geraden. Dies kommt in MAURERS Fig. 18 wohl zum Ausdruck, nicht aber die hier gelegene Andeutung eines Septum sublaterale, das die Septa transversalia verbindet, allerdings nicht bis zur Oberfläche durchschneidet. Die Muskulatur bleibt also im Zusammenhang.

Vom Basalfortsatz beginnend, treten innere Bauchfaszie und Septum transversum in einem Winkel von etwa 60° auseinander. Die Länge der oberen Rippen also auch die Breite des Septum laterale, betrug bei meinem Exemplar

etwa 3 cm. So weit sind hier innere und äußere Bauchwandfläche voneinander entfernt; gegen die ventrale Mittellinie nähern sie sich bis zur Berührung. Daraus ergibt sich die Gestalt des einzelnen Septums. Außenkante und Innenkante verlaufen gleichsinnig, zunächst nach kaudal, dann am Septum sublaterale nach kranial umbiegend. Im ersteren Abschnitt sind die Septen hoch, bilden gegen das Septum laterale tiefe, kranialwärts und medianwärts geschlossene Nischen, steigen von den Innenkanten senkrecht empor und legen sich weit nach kaudal um, sich so deckend, daß ein Querschnitt mindestens drei derselben trifft. Ähnlich wie bei Scaphirhynchus verjüngen sie sich am Septum sublaterale und bilden ventral flacher werdende Platten, die vier Segmentbreiten kranialwärts ziehen, dabei flache, kaudalwärts geschlossene Nischen bildend.

Auf die Fascia superficialis ist nicht besonders einzugehen, sie zeigt grundsätzlich ähnliche Verhältnisse wie die von Scaphirhynchus; sie vermittelt den Zusammenhang zwischen der Muskulatur mit den enorm kräftigen in Diagonalreihen angeordneten Schuppentaschen der Lederhaut, deren saubere Darstellung natürlich in Anbetracht des mächtigen Hautskeletts nicht einfach, aber notwendig ist. Beim Ablösen der Schuppentaschen gelangen dann die zu jeder einzelnen ziehenden Faszienverankerungen zur Beobachtung. Die plattenförmig verdickten Enden der oberen Rippen müssen aus ihrer Verbindung mit der Schuppe durch Messerschnitt gelöst werden (vgl. das Bild bei Maurer 1912: Fig. 18).

Die Rippen anlangend erstreckte sich die Untersuchung auf die Frage, ob bei ihrer doppelten Ausbildung etwas im fibrösen Skelett oder der Muskulatur Auszeichnendes festzustellen sei. Die dorsalen Rippen stehen in Beziehung zu den dorsalen und ventralen Transversalsepten wie bei Acanthias. Besonders fest ist hier die Verbindung mit der im Septum laterale liegenden Kante der ventralen Septen. Auch an ihnen befestigen sich tiefe Bündel der dorsalen Muskulatur. Weder aber läßt sich aus diesen Verhältnissen die enorme Stärke dieser Rippen begreifen — denn die dorsale und ventrale Muskulatur, die ja vermittels der Septen auf die Rippen wirkt, ist im Verhältnis zu der von Acanthias mit seinen zarten, elastischen Rippen nicht gar soviel mächtiger —, noch läßt sich begreifen, warum den Ganoiden bei gleichen Septenverhältnissen diese Rippen völlig fehlen. Maurer, der eine nähere Beziehung zur Muskulatur verneint, erblickt in der Verbindung mit dem Hautpanzer ihre wichtige Bedeutung.

Die unteren Rippen sind kurze biegsame Stäbchen, die wie bei Scaphirhynchus ihre Fortsetzung in den Fußkanten der Septen innerhalb der inneren Bauchfaszie finden. Wie dort befestigen sich die Septen wie an diesen Fußkanten so auch an den Rippen; die Nischenscheitel der Septentaschen sind mit dem

Winkel zwischen oberer und unterer Rippe und Basalfortsatz verwachsen. Auch hieraus ergibt sich kein Verständnis für die Tatsache, daß den Selachiern bei völlig gleicher Anordnung des fibrösen Skeletts die unteren Rippen fehlen.

Hinsichtlich der inneren Bauchfaszie sei bemerkt, daß ihre Faserung sehr deutlich transversalen Verlauf nimmt, also ähnlich wie die der Dipnoer (MAURER) sich verhält.

Um den weiteren Fortschritt in der Differenzierung des fibrösen Skeletts zu verfolgen, habe ich nach der gleichen Methode die Rumpfwand einiger erwachsener Salamandrae maculatae präpariert.

Eine eigentliche »Faszie« als oberflächliche Schicht besteht nicht, da ausgesprochen senkrecht zur Muskulatur gewebte Züge weder makroskopisch noch mikroskopisch feststellbar sind. Die nach Ablösung der Haut vorliegende Schicht trägt mehr sulzigen Charakter. Auch HUMPHRY (1870/71) nennt für Cryptobranchus diese Überkleidung »fascia or tough areolar tissue«. Sie nimmt indes den Charakter geformten Bindegewebes in der Nähe der Visceralmuskeln an (M. trapezius. Mm. constrictores arcuum II [»Depressor mandibulae«] und III—V [»M. dorsopharyngeus« und »M. dorsolaryngeus«]; auch hinsichtlich des M. latissimus dorsi und M. pectoralis trifft das zu. Im allgemeinen werden die Ursprünge dieser Muskeln als »von der Faszie« beschrieben: das Verhältnis ist aber ein wesentlich anderes und grundsätzlich höchst bedeutungsvolles. HUMPHRY hat dies bereits vor langer Zeit erkannt, indem er sagt, jene Muskeln stehen zu der Faszie insofern in inniger Verbindung, als sie in sie eingewebt sind (»are interwoven with«) und insofern »von ihr entspringen: sie stehen dadurch in Gegensatz zu allen anderen Muskeln des Rumpfes und der Gliedmaßen«. — Vgl. hierüber später S. 81. Aber auch im Bereiche des M. obl. abd. ext. superficialis habe ich bei meinen Salamanderexemplaren Ähnliches festgestellt (S. 16).

Dies oberflächliche Gewebe steht mit den Septen in organischer Verbindung: es bildet eine trennende Scheidewand zwischen den dorsalen Muskeln beider Seiten und umfaßt hier die Drüsen in schön auspräparierbaren Bindegewebsnetzen.

Die Anordnung der Septen ist bekannt und geht aus Abb. 2 hervor, in der sie jedoch viel einheitlicher wiedergegeben sind, als das Präparat sie günstigsten Falles zeigen kann.

Die Auslösung der Muskeln ist im dorsalen Gebiet schwierig und teilweise unmöglich, da die Septen fast durchweg in Sehnen aufgelöst sind (in Abb. 2 sind sie solid gezeichnet; sie sind dies aber nur in den Platten dicht dorsal vom Septum laterale), die Muskeln außerdem unterhalb der Septen an das Skelett treten. Aus diesem Grunde kommt es auch nicht mehr zur Ausbildung von Kegeln, die nur dorsal vom Septum laterale andeutungsweise ausgebildet sind.

Die Befestigung der interseptokostalen und interseptovertebralen Muskeln (auf die hier im einzelnen nicht eingegangen werden soll) am Skelett entlastet den Bindegewebskörper, der nicht mehr der unmittelbaren Zugübertragung auf jenes dient, sondern vorzugsweise als Sept. intermuscularc fungiert.

Subvertebral wird eine Loge nach innen von der zarten Innenfaszie und dem Bauchfell begrenzt, die nach lateral offen sich in die ventralen interseptalen Taschen fortsetzt, entsprechend dem Übergang des die Loge ausfüllenden M. subvertebralis in den M. obl. abd. internus.

Im ventralen Gebiet verbindet sich eine Vereinfachung des Bindegewebsgerüstes mit einer erheblichen Komplikation. Diese ist auf die eingelagerten Muskelschichten zurückzuführen.

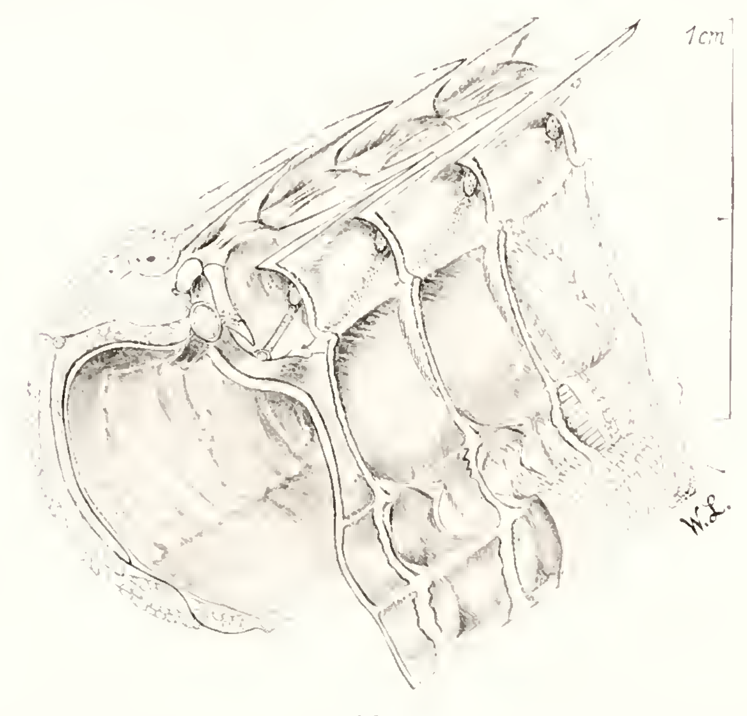


Abb. 2.

Bindegewebsgerüst einiger Segmente der Rumpfwand eines erwachsenen Salamanders, rechte Körperseite von kaudal gesehen, leicht schematisiert. Ganz rechts M. obl. ext. superf., teilweise in die Faszie ausstrahlend, reseziert. Darunter M. obl. abd. ext. reseziert in einer Faszienhülle. Unten in Nischen die beiden Abteilungen des M. rectus abd. superficialis leer. Mm. rectus abd. superf. und prof. im 3. Segment rechts angedeutet. Die Nebenkegel (vgl. Text) in den beiden linken Segmenten angedeutet. Aponeurose des M. transversus abd. im mittleren Segment angedeutet. Sie tritt zwischen oberflächlichem und tiefem M. rectus hindurch an die Oberfläche (vgl. auch den Querschnitt links).

(Dies sind bekanntlich vier: der M. obl. abd. ext. superficialis, M. obl. abd. ext. prfd., M. obl. abd. internus und M. transversus abd.; vgl. Abb. 2 und die eingehende Darstellung bei Maurer 1892.)

Ein für unseren Gegenstand höchst wichtiges Problem schließt der M. obl. abd. externus superficialis ein, dessen Faserrichtung, von der des tieferen M. obliquus externus abweichend, sehr steil ist und sich in dieser Anordnung bei allen Urodelen findet (vgl. auch bei Maurer 1910). Er hat auch bei manchen Formen (z. B. Triton) die Segmentierung aufgegeben, während er beim Salamander segmentiert bleibt (vgl. aber unten). Wie kommt der Muskel, der eine Neubildung der Urodelen ist, zu dieser Faserrichtung? Ich finde beim Salamander und entnehme dies auch Maurers Figuren, daß seine Faserrichtung derjenigen entspricht, die man als Komponente aus den beiden Faserrich-

tungen der unter ihm liegenden, sich kreuzenden schrägen Muskeln erhält. Wäre statt seiner eine Faszie vorhanden, so müßte sie wie er gefasert sein. Beachtenswert war mir in dieser Hinsicht, daß in einigen Segmenten der Muskel mit einzelnen Fasern nach ventral in der Gegend des M. rectus superficialis in die Faszie ausstrahlte (Abb. 2), während er sonst dorsal von diesem in seine Aponeurose (Rektusscheide) übergeht.

Außen- und Innenkante der Septen sind im Bereiche des Achsenskeletts durch die Loge des M. subvertebralis voneinander getrennt. Vom Septum horizontale und den Rippen ab sind beide Kanten durch die schmalen Septen miteinander verbunden. Die Innenkante reicht jedoch nicht so weit nach ventral wie die Außenkante, sondern endet mit kaudaler Krümmung ein wenig dorsal vom M. rectus abd. So entsteht ventral von den Septen ein einheitlicher Spalt für den unsegmentierten ventralen Teil des M. obl. abd. int. (= M. transversus des erwachsenen Salamanders). Der Schwund des Septums im Bereich der Innenkante erfolgt hier, weil die Muskelbündel des in den M. transversus abd. übergehenden M. obl. abd. internus nahezu parallel dem Septum liegen; das Septum geht hier in das Perimysium der Muskelbündel über (vgl. Abb. 2 die links im Bilde von innen gezeichnete linke Körperfläche und weiter unten S. 27).

Die Transversusaponeurose, die einwärts von dem M. rectus profundus liegt und dann zwischen den Fasern des M. rectus superficialis zur Linea alba tritt, kompliziert die Bindegewebsverhältnisse. Noch mehr geschieht dies durch die Faszien, die den M. obl. abd. ext. profd. und den M. rectus profd. umhüllen.

Hinsichtlich dieses letzteren Muskels berichtet MAURER (1892), daß sich seine Segmentierung gegen die des oberflächlichen Rectus um 1/2 Segment verschoben hat. Da er das Bindegewebe entfernen mußte, um die Muskeln darzustellen, mußte ihm der Zusammenhang dieser verschobenen Septen mit den Hauptsepten entgehen. Man sieht nämlich (Abb. 2), daß die verschobenen Septen durch feine Bindegewebszüge mit dem folgenden Hauptseptum in Zusammenhang stehen. Der M. rectus profd. entwickelt sich also in akzessorischen, kranial gerichteten, unvollständig umwandeten Kegelchen. Seine Fasern verlaufen dementsprechend auch nicht gerade kraniokaudal, sondern entsprechend der schief zur Längsachse gerichteten Septenwand schief von kaudal innen dorsal nach kranial außen und ventral, und es wird die ventrale Kante dieses Muskels in jedem Segment durch einen neuen Muskelbauch gebildet, der im kaudal folgenden Segment an die dorsale Kante und zugleich nach innen rückt.

Einwärts von der Bauchmuskulatur findet sich vor dem Bauchfell eine zarte Bindegewebsschicht, während beim Triton hier die silberglänzende Aponeurose des M. transversus liegt.

Das Gesamtergebnis der Würdigung dieser Verhältnisse läßt folgende Aussage zu: Beim Salamander ist die Verspannung der Muskulatur in den Rahmen des fibrösen Skeletts viel schwächer als bei Fischen. Dorsal wird durch die Unterminierung der Septenkegel, ventral durch Differenzierung bindegewebiger Muskel-

kapseln, Auflösung der Septen und Bildung von Nebenkegeln der Rahmen gesprengt. Die ursprünglich dem fibrösen Skelett allein zukommende Leistung ist dem Skelett übertragen, und die Muskelschichten machen sich teilweise durch Aufgabe der Segmentierung voneinander frei.

Inwieweit aber trotzdem der ursprüngliche Charakter des fibrösen Skeletts auch hinsichtlich seiner Leistung auch hier noch vorhanden ist, kann erst aus mikroskopischen Untersuchungen ersehen werden.

b) Mikroskopische Untersuchung.

Hierzu wurde die Rumpfwand einer erwachsenen Chimaera monstruosa, eines erwachsenen und eines jungen Acanthias verwendet; aus der an der Oberfläche präparierten Rumpfwand wurden Stücke aus zahlreichen, genau bezeichneten Stellen entnommen und in verschiedener Richtung in Schnitte zerlegt. Von Amphibien gelangte die Rumpfwand von Proteus, Axolotl und Salamander auf Querschnitten, Sagittal- und parallel zur Oberfläche geführten Schnittreihen zur Untersuchung (vgl. S. 3).



Abb. 3.
Oberflächenbild einiger Körpersegmente einer erwachsenen Chimaera monstrosa. Erklärung im Text.

Es sei hier noch kurz auf die Rumpfoberfläche einer erwachsenen Chimaera monstrosa hingewiesen (Abb. 3), die etwa 20 aus verschiedenen Gegenden des hier abgebildeten Stückes entnommene, zur mikroskopischen Untersuchung bestimmte Präparate geliefert hat. Das Stück entstammt der mittleren Rumpfregion.

Der Aufbau ist von Maurer (1912, S. 24, Fig. 9) geschildert worden. An den dorsalen Septen bestehen sehr regelmäßige sehnige Streifen, die der Faszie eingewebt sind. Weiter ventral stehen die Septen durch freie sehnige Züge mit der Faszie in Beziehung. Im ventralen Gebiet stellt das oberste Gebiet den M. obl. abd. superior (Schenkel *a*, Maurer) dar. Die Septen lassen sehnige Züge in die Faszie eintreten. Die Grenze gegen den unteren Abschnitt bildet die Linie *xy* (Maurer). Die Bündel des M. obl. abd. inferior ent-

springen, wie auch MAURER stellenweise in seiner Abbildung andeutet, von den Septen des Schenkels *a*. Ihre Ursprünge sind aber rein sehnig, ähnlich wie bei Scaphirhynchus. Ein Schenkel b_x (= M. obl. abd. medius) fehlt, wie auch MAURER angibt. Jedoch spricht MAURER diesem Teil der Bauchwand nur die Dicke von 1,5 mm zu, während ich sie hier viel dicker finde. Sehr auffällig ist der bei Fischen bisher nirgends bekannt gewordene Schwund von Septen in einigen Segmenten meines Exemplars. Nicht erwähnt finde ich ferner die plattenartigen Verbreiterungen der Septen im ventralsten Gebiet (Schenkel b_7).

Die Beziehungen zum Integument.

Querschnitte lehren, daß bei den untersuchten Selachiern die oberflächliche Faszie außer ihren oben beschriebenen Eigenfasern solche besitzt, die sie ihrer regelmäßigen Verbindung mit dem Muskelbindegewebe verdankt: von ventral nach dorsal legen sich die Perimysiumblätter aneinander, um in der Faszie aufzugehen: sie scheinen in dieser die aus dicht gelagerten, einander kreuzenden Fasern gebildete Hauptmasse zu bilden.

HUMPHRY (1870/71) für Cryptobranchus und SCHIEFFERDECKER (1911) für Petromyzon beschreiben die Endigung der Myosepten am Integument. Jedes Septum spaltet sich in zwei Lamellen, die sich in je zwei Segmenten vereinigen, so daß ein keilförmiger Spalt entsteht, in dem die Verbindung der mittleren Septumlagen mit dem Integument stattfindet. Bei Cryptobranchus liegt in diesem Spalt Fettgewebe.

Ich finde die gleiche Anordnung, d. h. Verbindung der Septen in gedachter Spaltung mit der oberflächlichen Faszie, die ihrerseits wieder mit der Lederhaut zusammenhängt. Fettgewebe finde ich in dem keilförmigen Spalt bei Proteus, in Übereinstimmung mit MAURER, der für diese Form die Existenz subkutanen Fettgewebes ausdrücklich hervorhebt.

Ich glaube indes nicht, daß das Fett subkutan liegt, vielmehr findet es sich subfascial und verbreitet sich von hier aus durch das gesamte fibröse Skelett bis in die Perimysien hinein (s. weiter unten). Was sich bei Proteus im Gegensatz zu anderen Urodelen so leicht ablöst, ist also nicht die Haut, sondern die mit der Haut fest verbundene Faszie. Dies zeigen Querschnitte sehr deutlich.

Septum laterale.

Am Septum laterale verbreitern sich die Septen in Form von Keilen, die ihre Spitzen nach dorsal und ventral kehren. Dementsprechend sind die Myomeren hier schmaler, und die unmittelbar neben der Seitenlinie liegenden Muskelbündel sind kürzer als die ventral und dorsal folgenden; längere sehnige Verbindungen bestehen durch den Keil hindurch zwischen den Myomeren.

Im Schnitt parallel zur Medianebene, der die besten Aufschlüsse gibt, findet man Fasersysteme, die von kranial-dorsal nach kaudal-ventral und umgekehrt von kaudal-dorsal nach kranial-ventral verlaufen und unter spitzen Winkeln einander kreuzen. Die Fasersysteme senken sich dann in die Septa transversalia ein, sowohl die dorsalen wie ventralen; andere Fasern verlaufen über längere Strecken horizontal und biegen erst später in die Myosepten ein. Schließlich verlaufen Fasern auch senkrecht auf der Schnittebene, die also gegen die Wirbelsäule und die Haut gerichtet sind. Somit bestehen sehr innige Zusammenhänge zwischen dorsalen und ventralen Myotomen. Die Fasersysteme der Septa lateralia und sublateralia verbinden in weiterer oder engerer Spannung verschiedene Bezirke der Myosepten. Sie verbinden sich nicht nur mit den Perimysien, sondern auch mit den kurzen Sehnen der Muskelfasern. Man findet diese Verhältnisse nicht nur bei Acanthias und Chimaera, sondern auch bei Proteus, Axolotl und Salamandra.

Durch diese Anordnung wirken Muskelfasern der dorsalen Myomeren versteifend auf das Bindegewebe ventraler Myomeren und umgekehrt. Die Septen sind als muskelfreier Teil in das Gesamtbindegewebsgerüst der Rumpfwand eingeschaltet, wobei zu bemerken ist, daß sie den Cyclostomen und Acraniern fehlen. Die Befestigung der Muskulatur am Schultergürtel, ferner (Bütschli 1910) die gesonderte Wirkung dorsaler und ventraler Muskeln auf die Schwanzflosse bieten den Anlaß zu dieser Sonderung, durch die ursprüngliche Perimysiumstrecken zu stärkerer funktioneller Bedeutung und besonderer Differenzierung gelangen. Die beschriebenen Zusammenhänge weisen aber auf den ursprünglichen Zusammenhang des Muskelsystems auch an dieser Stelle hin.

Verbreiterungen der Septen

finden sich abgesehen von den eben erwähnten Stellen sodann in der dorsalen Muskulatur an der Knickstelle der Ziekzacklinien, wo sie oft beschrieben worden sind (am eingehendsten bei Vicström 1895). Sie stehen als lanzettförmige Platten mit der Bildung primitiver Sehnen in Zusammenhang (Humphry, Gegenbaur, Vicström). Die oben im ventralsten Rumpfgebiet von Chimaera beschriebenen unregelmäßigen Sehnenflecken finde ich nirgends erwähnt.

Auf Flachschnitten erweisen sich alle Verbreiterungen dieser Art als ein Faserfilz, durch den Muskelfasern verschiedener Verlaufsrichtung ineinander übergeleitet werden. Selbst im Schenkel *by*

von Chimaera verlaufen die Fasern desselben Segmentes niemals »gerade« und einander parallel, sondern treten unter sehr verschiedenen Winkeln an die Septen und besonders die Platten heran.

Bei Chimaera treten z. B. in den lanzettförmigen Verbreiterungen der dorsalen Septen von kaudal Fasern in einem Winkel von 57° an die Platte heran und verlassen sie in einem Winkel von 50°. Außerdem finden sich oberflächlich liegende Fasern, die unter einem Winkel von 45° herantreten und weiterziehen. Einige Fasern laufen auch unter diesem Winkel ununterbrochen hindurch[1]. Die Verbindung der Muskelfasern mit der Platte, besonders deutlich im Rectusgebiet, erfolgt so, daß die Sehne einer Muskelfaser fächerförmig auseinander tritt und Neuverflechtungen stattfinden. Erst aus diesen bilden sich dann die in die Platte eintretenden Sehnchen (vgl. auch weiterhin S. 30). Vielfach findet man auch, daß die Sehnenzüge durch die Platte hindurch mit Muskelfasern des serial angrenzenden Segmentes zusammentreten, so daß gekreuzte Übertragungen stattfinden. Endlich stehen die Platten auch mit den Perimysien der serial aneinandergrenzenden Segmente in Verbindung. Diese Verbreiterungen spielen also die Rolle eines Ausgleichssystems.

Die Anordnung der Fasern innerhalb der Septen.

Angesichts der großen Bedeutung, die die hierhergehörigen Dinge funktionell und theoretisch besitzen, ist es auffällig, wie wenig Angaben im Schrifttum darüber bestehen. Sie stammen von Schiefferdecker (1911, Petromyzon), Boeke (1914, Teleostierembryonen), Studnitzka[2] (1920, Amphioxus und Anurenlarven), Häggquist (1920/21, Rana), Franz (1927, Amphioxus) und Nakadai (1932, Fische).

Übereinstimmung besteht in der Angabe, daß auf Flachschnitten, die zwei benachbarte Myotome der Länge nach treffen, die Fasern der Septen in ihrer Längsrichtung, also quer zu den Myotomen, verlaufen und die Muskelfasern in spitzen Winkeln an sie herantreten. Beim Amphioxus bestehen ein mittlerer zellenfreier und zwei seitliche, an die Myomeren angelagerte Streifen. Bei Petromyzon sah Schiefferdecker gelegentlich Bindegewebsfasern auch direkt von einem Myotom ins andere treten. Boeke machte als erster die wichtige Beobachtung, daß die Muskelfasern verschränkt, in Lückenstellung gegeneinander stehen, so daß sie den geringsten möglichen Raum einnehmen und daß diese Anordnung auf den Faserverlauf in dem entstehenden Myoseptum von Einfluß sei. Studnitzka stellt bei Anurenlarven die Existenz quergerichteter Sehnen fest, an die von beiden Seiten her die Muskelfasern der Myotome herantreten. In Hinsicht der primären »direkten«, durch das Mesostroma und die Cytodesmen dargestellten Sehnen (die auch Held 1911 beschreibt) muß demnach nach Studnitzka eine Umlagerung mit gänzlicher

[1] Vgl. S. 90.
[2] Vgl. S. 90.

Auflösung der alten Strukturen angenommen werden. Ebenso müsse vorausgesetzt werden, daß neue Fasern im Zusammenhang mit dem Breiten- und Höhenwachstum des Myomers entstehen, was vor schwierige Probleme stelle. HÄGGQVIST (l. c. und 1931) hebt die wichtige Tatsache hervor, daß die Septumfasern sehr viel zahlreicher sind als die Muskelfaserfibrillen, weil ein großer Teil von ihnen aus den Perimysien stammt. Seine Abbildung (1931, Fig. 137; aus einer Inscriptio tendinea des M. rectus des Frosches) zeigt zwei einander gegenüberstehende Muskelfasern, verbunden durch zwei gekreuzte und zwei ungekreuzte, jederseits von den Längskanten der Muskelfasern ausgehende Faserzüge. Schließlich hat NAKADAI (1932) den quer zur Richtung der Muskelfasern gehenden Verlauf der Septumfasern für mehrere Wirbeltierformen sehr genau beschrieben und abgebildet.

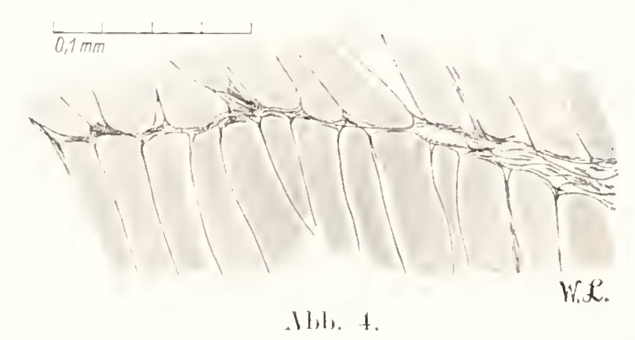


Abb. 4.
Flachschnitt durch die dorsale Rückenmuskulatur eines erwachsenen Proteus. Schnittdicke 6 μ. Parallel zur Oberfläche. Färbung nach v. Gieson. Erklärung im Text.

Wichtig erscheint mir die Tatsache, daß bei Amphioxus in den Septen die gleichen Nervenendigungen vorkommen wie in den Myotomen selbst (BOEKE 1908).

Meine eigenen Untersuchungen anlangend sei zunächst betont, daß mir Bilder, wie das von HÄGGQVIST gegebene, bei meinem Material (außer dem oben erwähnten auch Tejus, Alligator, Maus, Mensch) nie begegnet sind. Ich finde nicht, daß Muskelfasern und Perimysien auf dem kürzesten Wege verbunden sind; die kollagenen Fasern ziehen stets an den Muskelfaserwänden so vorbei, wie man das bei Skelettmuskeln mit schief zur Sehne gerichtetem Ansatz sieht. Wo die Septen schmal sind (Abb. 5, oben, Ruhezustand, Dehnung oder Spannung der Muskelfasern), sind sie anscheinend rein parallelfaserig. Sind die Septen breit (Abb. 5, unten, Kontraktion der Muskulatur oder an sich verbreiterte Stellen, s. oben, Septum laterale), so bestehen geschwungene Fibrillenbündel, die sich unter mehr oder weniger spitzen Winkeln kreuzen. Besonders die Untersuchung im polarisierten Licht gibt hier klaren Einblick. Die Verschmälerung und anscheinende Parallelrichtung kommt also durch Zusammenschiebung von Maschenräumen zustande.

Um den Faserverlauf beschreiben zu können, muß festgestellt werden (Abb. 4 und 5), daß die von BOEKE für Teleostierembryonen beschriebene Lückenstellung der Muskelfasern ganz allgemeiner und grundsätzlicher Art ist (man findet sie auch an den Sehnenansatzen der Skelettmuskeln). Das gilt auch für die Fleischfasern (Abb. 5). Ganz exakt scheint diese Stellung allerdings nur bei Larven- und Jugendstadien (Acanthias) zu sein. Im ausgebildeten Zustand findet man auch dickere Fasern, die dann sogar mehreren dünneren Fasern gegenüberstehen (Abb. 4). Ferner findet man gegabelte Fasern (Abb. 4) und in der Nachbarschaft dickerer Fasern entweder sehr schlanke oder kürzere Fasern (z. B. die fünfte Faser der oberen Reihe von links in Abb. 4), die entfernter vom Septum endigen (s. unten). Durch beides wird die Dicke einzelner Fasern räumlich kompensiert, so daß im großen und ganzen jenes Verhältnis doch stets gewahrt bleibt. Erst bei Berücksichtigung dieser Anordnung wird der Faserverlauf im Septum selbst verständlich. Es handelt sich in ihm um schräge Züge, die sich mehr oder weniger steil durchflechten und zwei benachbarten Segmenten angehören (Abb. 5).



Abb. 5.
Teil eines Flachschnittes (Gefrierschnitt 0,06 mm dick) parallel zur Oberfläche des M. obl. abd. superior (d. h. des Schenkels *a* von MAURER) eines jungen, etwa 60 cm langen Acanthias vulgaris. Eine Anzahl von Fleischfasern, auf dem Schnitt durchschnittlich etwa 10 Muskelfasern enthaltend. Im Septum Quer- und Längsschnitte von Gefäßen. Färbung nach v. Gieson.

Ohne an dieser Stelle auf die Frage des Muskelsehnenüberganges einzugehen, kann festgestellt werden, daß zu jedem Muskelfaserende ein Fibrillenbündelchen gehört, das nun schräg gegen die Längsachse der Muskelfaser im Myoseptum weiter zieht. Jedes derartige Bündelchen biegt aus der Muskelfaserlängsrichtung

heraus und nach kürzerem oder längerem Verlauf in das anschließende Myomer ein. Aus zahlreichen derartigen Kurven setzt sich jedes Myoseptum zusammen. Die Lückenstellung der Fleischfasern (besonders der vier Fleischfasern rechts oben in Abb. 5) führt dazu, daß die Sehne selbst bei geradlinigem, sich in der Längsrichtung der Muskelfaser erstreckendem Verlauf das Interstitium zwischen den Fleischfasern erreichen, d. h. sich in das Perimysium des segmental angrenzenden Myomers fortsetzen müßte, während umgekehrt die Perimysien des einen zu den Muskelfaserenden des anderen Segmentes treten müßten. Der tatsächliche Verlauf der Faserzüge, auch wenn er nicht die Segmente auf kürzestem Wege verbindet, stellt eine solche wechselseitige Verbindung wirklich her. Da auch die zum stumpfen Ende einer Muskelfaser tretenden Fibrillen zum Teil ebenfalls ins Perimysium ziehen, so gilt diese Unterscheidung nicht ganz streng im Wortsinn, hat aber doch ihre Bedeutung. Eine direkte Verbindung zweier Segmente auf dem kürzesten Wege ist so selten, daß ich sie nicht als Regel ansehe. Bei dem jungen Acanthias (Abb. 5) finde ich kürzeren Verlauf. Bei dem erwachsenen Tier und bei Chimaera finde ich in dem Gebiet des M. obl. abd. superior — man kann dies auch an der präparierten Muskulatur mit Lupenvergrößerung leicht sehen —, daß diese Schleifen bis zu drei Fleischfaserbündel überbrücken. Sie verlaufen dabei von dorsal nach ventral.

Daraus ergibt sich folgendes eigentümliche Verhältnis. Setzen wir den Fall, daß in dem M. obl. superior eine bestimmte Kontraktion an einem Punkte dorsal beginnt, so würde sie sich durch den ganzen Muskel nach ventral-kranial und — da das gleiche Verhältnis auch auf Horizontalschnitten beobachtet wird — zugleich von medial nach lateral fortsetzen.

Die Kontraktion eines Segmentes (Abb. 5) spannt also das Perimysiengerüst des benachbarten Segmentes, und zwar über die Verschränkung und Durchflechtung innerhalb des Septum transversum hinweg, das gleichzeitig durch Vergrößerung der Maschenwinkel und Steilerstellung der Fibrillenzüge gespannt und verbreitert wird.

Da nun die Kontraktion der Muskelfasern eines Segmentes mit Verkürzung und Verdickung einhergeht, das Perimysiumgerüst dabei senkrecht zur Längsrichtung der Muskelfasern gedehnt wird, so ist es unwahrscheinlich, daß dies bei gleichzeitiger Beanspruchung dieses Gerüstes in seiner Längsrichtung geschieht, selbst wenn

die Muskelfasern, was aus anderen Gründen (weiter unten, S. 27, 33, 43, 84) wahrscheinlich ist, nicht zu maximaler willkürlicher Verkürzung gelangen.

Es scheint deshalb, auch vom Standpunkte der bisherigen Theorie von der Muskelwirkung, schwer vorstellbar, daß sich zwei benachbarte Segmente gleichzeitig kontrahieren. Die des einen muß abgelaufen sein, wenn die des anderen stattfinden soll. Es muß sogar die Kontraktion des einen Segmentes mit einer Dehnung der Muskelfasern des anderen verbunden sein. Die überall in dem Gerüst nachweisbaren elastischen Fasern werden diesem Vorgange angemessen befunden. Die Perimysien eines Rumpfsegmentes können als Zwischensehnen der Muskelfasern der beiden benachbarten angesehen werden, was allerdings bei dem innigen Zusammenhange zwischen Muskelfasern und Perimysien innerhalb des Segmentes selbst nur gleichnisweise verstanden werden darf. — Auf die mit der Funktion der Myomeren zusammenhängenden Fragen wird an anderer Stelle eingegangen werden.

Offenbar ist dies das Prinzip der Anordnung überall, wo segmentierte Muskulatur vorliegt. In der dorsalen Rumpfmuskulatur des erwachsenen Salamanders und Proteus, wo Fleischfasern nicht deutlich abgegrenzt sind (Abb. 4), erfolgt die Verschränkung so, daß die von kranial her an die kranialwärts gerichtete Knickstelle des Septums tretenden Muskelfasern je nach lateral und medial hin über 5—6 Fasern wirken, und zwar vorzugsweise auf die Perimysien des kaudalen Segmentes, während die Perimysien des kranialen Segmentes in gleicher Erstreckung vorzugsweise zu den Enden der Muskelfasern treten. Die Achsenfasern eines Segmentes wirken also auf die Spitze des folgenden und die medial und lateral benachbarten Fasern des Myomers. Je mehr zur Seite hin, desto mehr ist die Fortsetzung geradlinig, während gegen die Wirbelsäule hin die schräge Richtung der Verbindung immer mehr vorherrscht. Möglicherweise liegen hierin bereits die späteren Sonderungen in einzelne Tractus der dorsalen Muskulatur vorgebildet.

Die eingelagerten Muskelfasern.

Schon Weismann (1863), Mayeda (1890) und nach ihnen Schiefferdecker (1911) haben hervorgehoben, daß bei Fischen, Amphibien und Reptilien das innere Perimysium der Rumpfmuskeln sehr viel zarter ist, als wir es von den Säugetieren her kennen, weswegen die Isolierung der Muskelfasern durch Einwirkung der Kalilauge auch dort viel leichter gelingt. Clara (1931) bestätigt die Zartheit des Perimysiums für die Schwanzmuskulatur der Salamanderlarve. Zwischen den Fleischfasern ist es reichlicher als zwischen den einzelnen Fasern entwickelt. Auf seinen Bau sei an dieser Stelle nicht eingegangen. Die Fleischfasern sind am dicksten im M. obliquus superior, feiner in

dorsalen Rumpfmuskeln, noch feiner im M. obl. medius und inferior. Diese beiden zeichnen sich bekanntlich auch durch dunklere Färbung aus.

Die im Schriftttum meist behandelte Frage ist die nach der Endigung der Muskelfasern im Myoseptum. Ich werde auf diese Frage weiter unten in anderem Zusammenhange eingehen. Es gibt aber noch andere, der Beachtung werte Punkte: die Dicke der Muskelfasern, ihre Lage zueinander und ihre Länge.

Mayeda (1890) hat bereits festgestellt, daß die Fische (Knochenfische) und Amphibien die dicksten Muskelfasern, aber auch die größte Variationsbreite in der Dicke besitzen, die Vögel die feinsten mit geringster Variationsbreite; wie ihn in jüngster Zeit Voss (1934, 1935) bewiesen hat, hat bereits Mayeda einen Zusammenhang zwischen Feinfaserigkeit und Funktion angenommen. »Je feiner die Fasern eines Muskels, desto feiner auch die Bewegung« (Voss). Schiefferdecker (1911) weicht im Ergebnis seiner Messungen von Mayeda ab, findet aber ebenfalls bei Teleostiern die größte Variationsbreite der Faserkaliber. Beziehungen zwischen Dicke und Länge der Fasern hat Mayeda ebensowenig wie Felix (1886) gefunden. Die verschiedene Dicke der Fasern im gleichen Muskel steht wohl mit ihrer Entwicklung in Zusammenhang [Abspaltung von Stammfasern, Tello (1922), Katznelson (1934 1935), nach letzterem auch durch Spätentwicklung aus Reservemyoblasten.]

Die enorme Dicke der Muskelfasern bei Chimaera ist überraschend; eine große Schwankung in den Kalibern fand ich weder hier noch bei Acanthias, wohl aber bei den untersuchten Urodelen. Muskelspindeln sind mir nicht entgegengetreten.

Die Lage der Muskelfasern ist, ungeachtet ihrer Parallelrichtung, doch im einzelnen nicht so regelmäßig. Schon oben wurde dies betont: selbst im sog. M. rectus (Schenkel $b\gamma$) ist strenge Parallelanordnung nicht vorhanden. Die Winkel der Ansätze an die Septen sind im gleichen Segment nicht immer gleich. Die Fasern unterscheiden sich also, selbst bei Erstreckung durch das ganze Segment, doch etwas an Länge, besonders wenn ihre Enden gegen das Septum stark umgebogen sind, was für die Art der Kontraktion eines solchen Segmentes im ganzen nicht ohne Bedeutung ist.

Das ist um so mehr zu beachten, als innerhalb desselben Segmentes erheblich kürzere Fasern vorkommen. Dies fand ich nur andeutungsweise bei den untersuchten Selachiern (Abb. 5, links, in den mittleren Segmenten).

Köllikers Angabe (1889), daß im Rumpfmuskel der Fische alle Muskelfasern die Länge des ganzen Muskels (Segmentes) besitzen [auch Grenacher (1867) für Galeus], trifft ganz streng genommen nicht durchweg zu.

Bei Amphioxus hat O. Schultze jedenfalls (1910) angegeben, daß in jedem Segment besondere, einstrahlende kollagene Fasern und Sehnen vorkommen, die an kürzere Myofibrillen treten (besonders auch 1912, Fig. 17);

Franz hat 1927 Ähnliches beschrieben. Für die Segmente der Kraniolen hat bisher als einziger nur Clara (1931, Schwanzmuskulatur der Salamanderlarven) festgestellt[1], daß neben den bis zum Myoseptum reichenden Muskelfasern auch solche vorhanden sind, die vom Septum entfernt endigen und mit ihm durch eine lange Sehne verbunden sind. Auf die Möglichkeiten der Entstehung dieser Zustände und ihre Bedeutung für die Funktion geht Clara nicht ein.

Ich habe dies Verhalten, ohne Claras Angaben zu kennen, bei den von mir untersuchten erwachsenen Urodelen allenthalben in den Segmenten der dorsalen und ventralen Muskulatur gefunden, muß es also für diese Formen als typisch ansehen.

Die Fasern sind an einem Ende von den übrigen ununterscheidbar am Septum befestigt, sind aber nur etwa $^3/_4$ so lang wie die übrigen; sie befinden sich demnach am anderen Ende in erheblicher Entfernung vom Septum und verbinden sich mit ihm durch ein Bindegewebsbündel von entsprechender Länge, das wir als »Sehne« beurteilen können.

Ob es sich um alte, im Wachstum zurückgebliebene Fasern handelt oder um junge, durch Abspaltung (Tello) oder aus Reservemyoblasten (Katznelson) gebildete, die den Anschluß an das Septum nicht erreicht haben und im Perimysium enden, ließe sich nur durch das Studium der Entwicklung entscheiden. Ich halte letzteres für wahrscheinlicher.

Auf jeden Fall handelt es sich hier um eine Tatsache, die für die Beurteilung der im Innern eines Myomers bei seiner Kontraktion ablaufenden Vorgänge von grundsätzlicher Bedeutung ist. Da das gleiche bei Skelettmuskeln die Regel ist (Häggquist, Lindhardt), soll erst an anderer Stelle darauf eingegangen werden. In Würdigung der hier bestehenden inneren Myomersehnen sei nur bemerkt, daß, auch wenn die Fleischfasern eines solchen Myomers der Weber-Fickschen Regel folgen, d. h. sich bei maximaler willkürlicher Zusammenziehung des Myomers etwa auf die halbe Länge des antagonistisch gedehnten Myomers verkürzen, von da allein aus keinerlei Schluß auf die im Innern des Myomers ablaufenden Vorgänge gestattet ist. Würden sich alle Muskelfasern gleichmäßig um den gleichen Betrag verkürzen, so würden sich jene inneren Sehnen in Schlingen legen müssen, was den Vorstellungen, die wir von einer Sehne haben, widerspricht (vgl. weiter unten S. 43).

Der Schwund der Septen

soll hier mit Rücksicht auf den obenerwähnten Befund von Chimaera behandelt werden. Schwund der Septen wird als erstes Anzeichen höherer Differenzierung angesehen, durch die sich die Schichten der ventralen Muskulatur von der Haut und voneinander befreien und zu selbständiger Wirkung befähigt werden.

[1] Vgl. S. 90.

Das Tatsächliche ist von MAURER (1892 und 1910) zusammengestellt worden. Bei Fischen findet sich nirgends eine Unterbrechung der Segmentierung. Bei den Urodelen ist der Bestand der Septen in den primären Schichten (M. obl. abd. externus profd. und internus) überall gewahrt. Bei Proteus ist nur der M. transversus unsegmentiert; bei Cryptobranchus und Menopoma schwinden die Septen teilweise im M. obl. abd. superficialis; bei Amphiuma sind beide sekundäre Bauchmuskeln unsegmentiert. Bei Triton ist der oberflächliche Rectus von Septen frei (MAURER 1892). Im allgemeinen folgt also diese Differenzierung dem Gang der Stammesgeschichte. — Bei den Säugetieren lassen sich in der Segmentierung der schrägen Bauchmuskeln bekanntlich ebenfalls verschiedene Stadien der Differenzierung nachweisen (SEYDEL 1892). — Auf bemerkenswerte Zusammenhänge zwischen Unterdrückung der Segmentierung und Art der Innervation hat BARDEEN (1903) hingewiesen. HUMPHRY (1870/71, vgl. Schrifttum »c«, S. 298) führte den Septenschwund auf Hindurchwachsen von Muskelbündeln oder auf »Ankylose« zweier Muskelfasern innerhalb des Septums zurück. Die eigentlichen Vorgänge, auf denen die Unterdrückung der Segmentierung beruht, hat indes nur SEYDEL genauer erforscht. Bei Erhaltung der Faserrichtung kommt Unterbrechung der Septen durch Verlängerung einzelner Muskelfasern in das benachbarte Segment zustande. Ändert sich die Faserrichtung im ganzen (z. B. weniger steil), so gelangen die Septen in die Richtung der Fasern; ändert sich die Faserrichtung dadurch, daß sich die Insertionen zusammenschieben (kaudalwärts), so werden die Muskelfasern teilweise länger, und die Segmentierung schwindet in den kaudalen Abschnitten des Muskels. BÜTSCHLI (1910) hat im wesentlichen die gleichen Erklärungen, während CORDS (1921) das Verschwinden der Segmentierung in dem oberflächlichen Rumpfmuskel der Amphibien auf die reichliche Menge von Bildungsmaterial zurückführt.

Der Befund an einer ausgewachsenen Chimaera, bei der in neun Segmenten des mittleren Körperabschnittes im Bereiche des M. obliquus abd. inferior die Septen teilweise unterdrückt waren, ist also nach dem Obigen sehr überraschend und steht — wenn auch bestimmt ein Zufallsbefund — unter den Fischen ganz einzig da. Es wäre möglich, die in meinem Exemplar vorhandene tiefe Schicht auf einen Schenkel *bα* zu beziehen und anzunehmen, daß die Septen (besonders links in Abb. 3) schwinden, wenn sie beim Emporwachsen des Schenkels *bβ* teilweise zwischen ihnen parallel gerichtete Muskelbündel gelangen. In der Hauptsache aber müssen doch quere Unterbrechungen der Septen angenommen werden. Wir haben (S. 21) Muskelfasern, die durch die Septen hindurchziehen, und zwar oberflächlich zu den segmentweise gesonderten, bei Chimaera vielfach, wenn auch vereinzelt, angetroffen. Es ist demnach wahrscheinlich, daß Differenzierung oberflächlicher Muskelbündel, die erst bei Perennibranchiern zur Bildung einer einheitlichen Muskelschicht führt (M. obl. abd.

superficialis), schon frühzeitig bei Gnathostomen auftritt, vielleicht infolge Vermehrung des Bildungsmaterials (CORDS).

Hinsichtlich des M. transversus beim Salamander und des M. obl. ext. superf. beim Triton finde ich Abweichungen von den Verhältnissen, wie sie MAURER schildert. Der M. transversus überlagert nicht (MAURER 1892, S. 113) die Septen des M. obl. abd. internus; diese endigen vielmehr in der oben angegebenen Weise. Der Tritonmuskel überschreitet, wie MAURER angibt, zwei Segmente. Er endet aber nicht, wie bei ihm in Fig. 14, Taf. VI, abgebildet, mit feiner Linie (Sehne? Aponeurose?) am Rande des M. rectus superficialis, sondern setzt sich an den Inscriptionen dieses Muskels zackenweise an. Ich finde jedes Bündel dieses Muskels aus zwei Bündeln gebildet, die von zwei aufeinanderfolgenden Rippen entspringen, sich zwar vereinigen, aber wieder getrennt inserieren, und daß jedes Bündel zwei Segmente überschreitet. Der Muskel überlagert zwar die Septen des M. obl. abd. ext. profundus, ist aber in jedem Segment mit tiefen Fasern an den Septen befestigt, bezieht außerdem aus den Segmenten des tiefen M. obl. externus Verbindungsbündel. Daß weder der Ursprung, der sich im wesentlichen wie beim Salamander verhält, wo der Muskel völlig segmentiert ist, noch der Verlauf parallel zu Septen für die Unterdrückung der Segmentierung beim Triton in Frage kommt, hat MAURER mit Recht betont. Auch hier zeigen meine Befunde, daß Neubildung von Fasern das Entscheidende ist, die durch bisher nicht erkannte Einflüsse (s. unten S. 81) in andere Verlaufsrichtung geleitet werden.

Überblick über die Sehnenbildungen.

Hinsichtlich der dorsalen Muskulatur ist nur an die wohlbekannte Tatsache zu erinnern, daß sich die Kegelspitzen sehnig differenzieren (vgl. aber Einzelheiten oben S. 7), und daß sich die spitzen Septen mit sehr schief ansetzenden Muskelfasern wie die Sehnen doppelt gefiederter Muskeln verhalten (GEGENBAUR, Vgl. Anat. I, S. 648). HUMPHRY hat diese Septen überhaupt als Sehnen bezeichnet. Daß dadurch auch Beziehungen zu Hautschuppen entstehen können, hat RAUTHER (1933, Fig. 489) erläutert. Für all diese Fragen sei auf RAUTHER (1933), DIETZ (1913), SELLA (1924a) und vor allem VIGSTRÖM (1927) verwiesen. Auch EISLERS (1912) Darlegungen über die Bedingungen für die Ausbildung der Fiederung sind einschlägig.

Über die Schiefstellung der dorsalen Muskelfasern in den Muskelkegeln [MAURER (1912) schreibt dieser Muskulatur irrigerweise einen geraden, longitudinalen Verlauf zu] hat kürzlich RAUTHER (1933) sehr eingehend gehandelt. In CHEVRELS (1913) mechanischen Ableitungen finde ich wenig Überzeugendes (vgl. auch S. 32). Den Nutzen der Schiefstellung der Muskelfasern erblicke ich nicht nur in der Vergrößerung der Insertionsflächen bei gleichbleibendem Raum (VIGSTRÖM, der hierbei mit Recht auf GEGENBAURS Darlegung über die Gestaltung der Extremitätenmuskeln hinweist und auf die Vergrößerung des Muskelquer-

schnitts), sondern auch in der gleichzeitig damit vollzogenen Verkürzung der Muskelfasern, wodurch zugleich ihre Verkürzungsgröße reguliert wird. Bei der Kegelbildung treten die Kegelspitzen weiter auseinander als die Wände. Zwischen den Spitzen müßten also verhältnismäßig lange Fasern ausgespannt sein. Es wird daher die Sehnenbildung gerade an dieser Stelle als Regulationseinrichtung verständlich.

Daß bei der Kegelbildung auch die Verlängerung des auf den Wirbel wirkenden Hebelarmes als nützlich für den Fisch in Betracht kommt, leuchtet ein (vgl. Dietz 1913).

Dieser Nutzen der Kegelbildung wird von dem Lamarckismus älterer (Lamarck, Philos. Zool. 1809, Bd. I, S. 235) und neuerer (Boeker, Acta biotheoretica, Ser. A, Vol. I, 1935) Prägung zugleich als Ursache des Vorganges angesehen. Der nicht lamarckisch Urteilende würdigt bei diesem biologisch so einzigartigen Vorgange vor allem die mit der Stammesgeschichte parallele, bestimmt gerichtete Differenzierung der Kegelbildung. Sie fehlt Amphioxus, ist angedeutet bei Petromyzon, beträgt drei Kegel bei Myxine und fünf bei den Fischen (Vicström 1897). Hier ist der Orthogenese durch die Gestalt des Tieres eine Grenze gesetzt: weiterer Fortschritt in der Streckung führt zur Sonderung von Muskelzügen, wie sie sich bei Amphibien anbahnt und bei Reptilien abgeschlossen ist (Nishi 1925). Die gegen die Septen schräge Richtung der Muskelelemente ist bereits bei Amphioxus und Petromyzon vorhanden (Vicström).

Von weiteren Sehnenbildungen (vgl. unten S. 63) sind sodann zu erwähnen die Ursprungssehnen des M. obl. inferior von den Myosepten des M. obliquus superior bei Chimaera und Scaphirhynchus, die bei letzteren Beziehungen zur Faszie besitzen. Die oben geschilderten und abgebildeten, innerhalb der Myotome des Schenkels *a* liegenden Ursprungssehnen des M. obl. inferior finden sich in hoher Ausbildung auch auf Querschnitten bei Chimaera. Sogar weit ventral liegende Fasern des Schenkels *bβ* entspringen sehnig von den Perimysiumstrecken des Schenkels *a*. Lange Bindegewebszüge umgreifen die zugespitzten Enden der schräg verlaufenden Fasern des Schenkels *bβ*.

Das Gemeinsame all dieser Sehnenbildungen ist ihre Entstehung aus dem vorhandenen Bindegewebsgerüst. Jede Strecke desselben kann eine Sehne bilden, wenn die Bedingungen dafür eintreten. Diese Bedingungen sind nicht in erster Linie funktioneller Art, sondern bestehen in der Anordnung der Muskelelemente im gegebenen Raum. Diese aber hängt ab von der Gestalt des Tieres, der orthogenetischen Entwicklungsrichtung, den gegebenen Blastemen und ihrer embryonalen Differenzierung. Erst

auf Grund dieser Gesamtkonstellation wirkt die Funktion formbildend, d. h. als Auslösungsfaktor bei gegebenen Konstellationen.

Nur mit dieser Einschränkung wäre CLARA (Ztschr. f. mikr.-anat. Forsch., Bd. 40, Heft 2, 1936) beizupflichten, wenn er sagt, es sei selbstverständlich, daß die Funktion die Form beherrsche; das, was ich hier als Konstellationen demonstrieren konnte, wird von NAUCK (Verh. anat. Ges. 1935) als »Wachstumsbau« und »Wachstumsanpassung« von »betriebsfunktioneller Anpassung« und »betriebsfunktionellem Bau« unterschieden.

c) Behandlung einschlägiger allgemeiner Fragen.

Ich möchte im Anschluß an die Einzeldarstellung hier drei Fragen behandeln, nämlich die Bedeutung der Rumpfwandmuskulatur als »Hautmuskelschlauch« im Vergleich zur Körpermuskulatur der terrestrischen Tiere; sodann die Frage der Rippenbildungen und drittens die Frage nach den Beziehungen »des Ganzen« zur Ausbildung der Rumpfmuskulatur.

1. Hinsichtlich der ersten Frage ist schon von HUMPHRY die Einheit des Bindegewebsskeletts (Haut—Faszie—Septen—Wirbelsäule) hervorgehoben worden. Ich konnte jedoch zeigen, daß diese Einheitlichkeit in noch weit zahlreicheren Einzelheiten der sog. Konstruktion verwirklicht ist, als bisher bekannt war. Die Septen verbinden nicht nur Haut nebst Faszie mit dem Achsenskelett, es stellt vielmehr die oberflächliche Faszie mit einem erheblichen Anteil ihres Faserbesitzes die Fortsetzung und Ausbreitung solcher Fasersysteme dar, die vom Achsenskelett, der inneren Faszie und dem Rippenperichondrium ausgehen. In diese Konstruktion geht aber auch das gesamte System der Perimysien ein, die nicht nur Sehnen für Muskeln entstehen lassen, sondern durch die Septen hindurch von Myomer zu Myomer ziehend die Rumpfwand der Länge nach durchdringen. Aus den Perimysien entnimmt die Faszie den Hauptteil ihrer Fasern, aus ihnen bilden sich die Verbindungen zwischen dorsaler und ventraler Muskulatur über das Septum laterale hinweg. Das ganze Bindegewebsgerüst ist ein unvorstellbar verwickeltes, aber harmonisch angeordnetes System, das nicht nur auf örtliche, sondern auf allgemeine, die ganze Rumpfwand ergreifende Reaktionen abgestimmt ist. Dies erstreckt sich sogar auf beide Körperhälften, da (s. oben) die Muskulatur der einen Hälfte über die ventrale Mittellinie hinweg als Faszienspanner der anderen Hälfte wirkt (bei Acanthias).

In dies System sind die Muskelbündel der Myomeren eingelagert, und zwar im strengen Sinne des Wortes. Das lehren nicht nur die Verhältnisse der Muskelbündel und -fasern zu ihren Perimysien, sondern auch die Beziehungen der Muskelfaserenden zu den Sehnenfaserungen, vor allem die Fälle, wo die Muskeln der oberflächlichen Faszie nicht aufgelagert, sondern ihr eingewebt sind (vgl. oben S. 15, ferner die oberflächlichen durchlaufenden Fasern bei Chimaera).

Chevrel hat den Versuch gemacht, zu zeigen, daß die Myomerenbildung von verschiedenen denkbaren Anordnungsweisen einer Fischmuskulatur die einzig mögliche und die sei, die allein zur Wirksamkeit habe gelangen können. Diese Betrachtungsweise ist abwegig; denn die Myomeren des Wirbeltierkörpers verdanken ihre Entstehung nicht der Lokomotion, sondern der von den Anneliden vererbten Organisation des Wirbeltierkörpers, der Segmentierung, die mit ganz anderen Bedingungen (Gonaden, Coelombildung) zusammenhängt. Die vergleichend-anatomische Betrachtung vermittelt die Einsicht, wie eine gegebene Organisation zur Verwendung gelangt.

Mit den ihm gegebenen Myomeren vollzieht der Fisch die Lokomotion so vollkommen, wie das Landtier mit seinen Muskeln. Zwischen Myomeren und Muskeln bestehen die bekannten Unterschiede, wobei auf die plurisegmentäre Innervation ersterer (Pseudomyomerie) hier nicht eingegangen werden soll.

In funktioneller Hinsicht ist jedoch der Unterschied zwischen Myomeren und Muskeln nicht gar so groß. Es bestehen sehr erhebliche Übereinstimmungen. Diese beruhen gerade in den Besonderheiten des Muskelbindegewebes, dessen Kenntnis wir Benninghoff, Feneis, Nagel, Häggquist und anderen verdanken.

Das Myomer ist auf Fernwirkung hin gebaut. Es läßt sich in der segmentierten Rumpfmuskulatur keine Zusammenziehung irgendeiner Muskelfaser denken, die nicht in näherer, weiterer, weitester Entfernung auf das Bindegewebe einwirkt. Die bisherigen Untersuchungen der Mechanik des Fischkörpers (Strasser 1882, Chevrel 1913; vgl. Weiteres bei Rauther 1933) sind notgedrungen davon ausgegangen, daß ähnlich wie bei der Skelettmuskulatur ein Punctum fixum für ein Myomer vorhanden sein müsse; man sah dies in irgendeinem beliebig ausgewählten Septum transversum.

Wenn z. B. Strasser (1882, S. 80) jedes Segment als einen Einzelmotor bezeichnet, der die hinteren nach sich zieht oder die vorderen vorwärts schiebt, so kann das, ungeachtet der Gültigkeit seiner Ableitungen, nur gleichnisweise gelten. Der Vorgang ist offenbar viel verwickelter, als er an sich bereits nach Strassers Darstellung ist. Vor allem darf man nicht von ruhenden und kontrahierten Segmenten ausgehen. Da die gleichmäßige Kontraktion aller Muskelfasern sogar innerhalb eines Segmentes unmöglich ist (s. oben S. 27), so ist anzunehmen, daß sich die gesamte Rumpfmuskulatur beider Seiten in einem Zustande gleichmäßiger Spannung befindet. Dies geht auch aus

der oben beschriebenen Anordnung des Bindegewebsgerüstes hervor (s. oben S. 20 und 21). Die Kontraktion kann sich also stets nur an eine lokale Entspannung anschließen. Dies führt auf Grundfragen der Muskelphysiologie (vgl. LINDHARDT 1932 und unten S. 44).

Von einem solchen Punctum fixum kann nun aber schwerlich die Rede sein, es sei denn, daß es an den Extremitätengürtel, das Cranium, das Achsenskelett oder die Schwanzspitze verlegt wird.

Abgesehen davon bildet jedoch die segmentierte Rumpfmuskelwand eine Einheit. Da jede einzelne Muskelfaser allseitig (d. h. längs des Perimysiums und am Septumansatz) im Bindegewebe befestigt ist und gegen den Widerstand des gesamten Bindegewebsgerüstes (Septen, Perimysien, Faszien) arbeiten muß, so kann eine auch nur lokale Kontraktion bestimmt nicht so groß sein, wie man es aus der Länge der Muskelfasern erschließen würde, und auch nur innerhalb einer allgemeinen, gleichmäßigen und besonders regulierten Spannung erfolgen. Die Herbeiführung und Erhaltung dieser Spannung im gesamten Rumpfgebiet auch bei teilweise kontrahierter Muskulatur ist die Folge der allseitigen Verankerung der Muskelfasern im Bindegewebe. Herbeiführung und Erhaltung dieser Spannung ist sozusagen der Zweck, die Wirkung der Rumpfmyomeren.

Mit dem Skelettmuskel ist es aber nicht anders. Der »Muskel« des Zuckungsexperimentes ist nicht der Muskel in seiner natürlichen Verbindung, der, wie wir durch die Untersuchungen besonders BENNINGHOFS wissen, durch Perimysien und Faszien in weite Fernwirkung eingeschaltet ist.

Innerhalb des Skelettmuskels arbeiten die Muskelfasern ebenfalls gegen einen erheblichen Widerstand (LINDHARDT 1932). Die inneren Verschiebungen im Skelettmuskel (FENEIS, BENNINGHOF) müssen denen innerhalb des Fischrumpfmuskels sehr ähnlich sein. Letztere Autoren erblicken in dem staffelförmigen Ansatz der Muskelbündel »den Schlüssel zum Verständnis der inneren Anatomie und Mechanik des Muskels«. Auch die Muskelbündel der Myomeren setzen am Septum transversale staffelförmig an (Abb. 5). Die Verschiebungen müßten hier aber noch viel komplizierter sein als im Skelettmuskel, da nicht nur die Muskelfasern und Faserbündel bei der Kontraktion verschieden große Wege zurücklegen (BENNINGHOF), also neutrale Verschiebeflächen im Bindegewebe benötigten, sondern auch die Bindegewebsfasern des Septums selbst schief zur Richtung des Muskelbündels gegeneinander gleiten und mindestens zweimalige Umlenkung dieser Verschieberichtung (vom Septum in die beiden benachbarten Segmente) angenommen werden müßte.

Ich bezweifle jedoch die Richtigkeit der Vorstellungen der letztgenannten Autoren. Nach LINDHARDT steht der Muskel auch bei der Kontraktion unter sehr erheblicher Spannung. Verschiebungen von solchem Ausmaß, wie sie bei der Rumpfwand der Fische anzunehmen wären, wenn die Ansicht von BENNINGHOF und FENEIS zuträfe, kommen wohl bestimmt nicht vor. FENEIS hat die Verschiebung der Muskelelemente im Inneren des Muskels an der Hebung einer in den herauspräparierten und frei hängenden, alsdann zur Kontraktion gebrachten M. gastrocnemius des Frosches eingesteckten Nadel sichtbar gemacht. Dies Experiment muß jedoch am nicht isolierten, in all seinen natürlichen Verbindungen belassenen Muskel wiederholt werden.

2. Es ist begreiflich, daß man die Entstehung der Rippen mit der Mechanik des Fischkörpers in Verbindung zu bringen versucht hat. All diese Versuche sind fehlgeschlagen. Die Muskulatur ist als Hautmuskel bei Cyclostomen in ihren unwandelbaren Grundzügen fertig, ohne Rippen (Maurer). Die völlige Unabhängigkeit der Fischrippen vom Differenzierungszustande der Muskulatur hat Maurer ebenfalls nachgewiesen. Anders ist es mit dem Nachweis Goepperts, daß untere Rippen sich dort finden, wo die ventrale Muskulatur nicht mehr unmittelbar an der Wirbelsäule angreift; das trifft für einige Fälle zu, erklärt aber doch keineswegs, und zwar nach des Autors eigener Ansicht, die Mannigfaltigkeit im Ausbildungsgrade der beiden Rippenserien oder gar ihren völligen Mangel (z. B. in der Schwanzregion von Acipenser, wo die Theorie gerade stärkere Rippenbildungen fordert). Auch die neueste Bearbeitung der Rippenfrage durch Emalianoff (1928; vgl. auch hier die mir nicht zugängliche Abhandlung bei Remane, Hdb. der Vgl. Anat., Bd. IV) hat meines Erachtens keine Klärung herbeigeführt.

Ich würde die Rippenbildung hier nicht mit heranziehen, wenn nicht die Präparation des Ganoiden Scaphirhynchus auf mich einen starken Eindruck gemacht hätte; sie wird das auf jeden tun, der beobachtet, wie es für die Muskulatur sozusagen völlig gleichbedeutend ist, ob sie von einer Rippe oder einer an deren Stelle liegenden Bindegewebsleiste kommt (Abb. 1) und wie die Rippen, gleichsam einem eigenen Gesetze folgend, nach und nach kürzer werden, um in der Schwanzgegend ganz zu verschwinden. — Nach Maurer ist es bei Acipenser ähnlich, nur sind die Rippen vorn länger als bei Scaphirhynchus.

Für Polyodon hat Bridge schon vor langer Zeit (1897) die Existenz von 15 einfachen, fadenförmigen, knorpeligen Rippen festgestellt, die am ersten, selbständig differenzierten Wirbel beginnen und bis zur Hälfte der präkloakalen Wirbelsäule reichen. Am längsten sind die 3. bis 5. Rippe (7 mm lang und 1 mm dick). Die beiden ersten sind nur um ein weniges kürzer, während von der 6. Rippe an die Länge jäh abnimmt; die hintersten sind weniger als 1 mm lang, die letzten nur einfache Knorpelknötchen. Jede Rippe setzt sich in das fibröse Septum fort.

Demgegenüber fallen bei Polypterus die homologen, durchweg gleichmäßig ausgebildeten, nadelförmigen, unteren Rippen auf, bei denen man vergeblich nach einem mechanisch-funktionellen Werte fragt, denn auch hier bilden dicke Faserzüge, die in ihrer Fortsetzung liegen, die eigentlichen Fußkanten der funktionell beanspruchten Septen.

Wieder anders liegen die Dinge bei Lepidosteus, wo ebenfalls ohne Beziehung zur Muskulatur und im Gegensatz zu Acipenser und Scaphirhynchus die Rippen vorn kurz sind und sich nach hinten mehr und mehr in die Muskulatur verlängern (Maurer).

Dies alles tritt im Lichte der Untersuchungen Kühnes über die erblichen Verschiebungen innerhalb der Wirbelsäule (1935) in neue Beleuchtung. Daß diese Untersuchungen, die die Wirksamkeit eines erblichen Verschiebungs- und Bildungsfaktors nachgewiesen haben, eine über das spezielle Untersuchungsgebiet weit hinausgreifende Bedeutung besitzen, habe ich an anderer Stelle (1933a) betont und begründet. Ich glaube, daß wir es auch bei der Rippenbildung der Fische mit der Wirkung eines erblichen, kraniokaudal oder kaudokranial fortschreitenden Rippenbildungsfaktors zu tun haben. Dies wird dem, der das Warum und Wozu in der Organisation gern handgreiflich und auf kürzestem Wege beantwortet sehen will, wenig befriedigend erscheinen. Es ist aber in Ansehung der steigenden Differenzierung des Knorpelskeletts und bei orthogenetischer Beurteilung der Phylogenese eine durchaus berechtigte Vorstellung, daß die Differenzierung beider Rippenserien ein keimplasmatisch begründeter, orthogenetischer Vorgang ist, der nur hinsichtlich seiner Penetranz von äußeren Bedingungen bestimmt wird, in dem Sinne, wie das bei den Varianten der Wirbelsäule, Muskeln, Plexus der Kühneschen Untersuchungen der Fall ist. Die Angaben Emalianoffs enthalten mancherlei hier Verwertbares.

Meines Erachtens werden sich weitere Untersuchungen nicht zum Ziel setzen dürfen, überhaupt die Bedingungen für die Existenz oberer oder unterer Rippen aufzusuchen, sondern nur, festzustellen, und zwar durch sehr eingehende Vergleichung an zahlreichen Vertretern derselben Art und zahlreichen Spezies derselben Gattung, ob der Ausbildungsgrad der gegebenen Rippenserie mit der gleichzeitigen Existenz besonders auszeichnender Merkmale an anderen Systemen (Muskeln, Intestinis, Schwimmblase u. a.) zusammenfällt.

3. »Das Ganze« des Fischkörpers spielt natürlich für diese und die vorher behandelten Fragen eine Rolle, und zwar nicht erst, seit mit dem »Holismus« ein neues Erklärungsprinzip gewonnen werden sollte. Wir finden bei Rauther (1933) alles bis dahin darüber Erarbeitete gut zusammengestellt; allen Versuchen gegenüber, aus der Gestalt des Fischkörpers die Struktur der Rumpfwand abzuleiten, gelangt Rauther doch zu dem Urteil, daß es nur in sehr engen Verwandtschaftsgrenzen möglich sei, eine Abwandlung der Gestalt in Zusammenhang mit der Lebensweise nachzuweisen, daß vielmehr die vorhandenen Unterschiede im Bau der Rumpfwand viel eher den verwandtschaftlichen Be-

ziehungen der Fische folgen als dem allgemeinen Körperbau und den Leistungen des Tieres (Geschwindigkeit).

Der von Smuts (1935) erhobenen Forderung, daß der Holismus, um die mechanistische Erklärung zu überwinden, nicht nur Erklärungsprinzip bleiben dürfe, sondern in »wissenschaftlicher Kleinarbeit« den Nachweis führen müsse, daß das Ganze als vera causa wirklich kausativ wirke, ist bisher für anatomische Dinge noch nicht Genüge geschehen, es sei denn durch den Nachweis, daß Änderungen der Gestalt gesetzmäßige Änderungen in Proportion und Lagerung der Organe zur Folge haben (vgl. meine Untersuchungen 1929, S. 186).

Im vorliegenden Falle aber kann davon keine Rede sein. Die sehr genauen Zahlenangaben, mit denen Maurer seine Untersuchungen ausgestattet hat, erlauben ohne weiteres zu sagen, daß die Segmentbreite und damit die Zahl der Segmente keine Funktion der Fischgestalt ist, auch in keiner Weise mit dem Differenzierungsgrade der Muskulatur zusammenhängt. Die schmalsten Segmente besitzen die Selachier, die breitesten die Knochenganoiden und Dipnoer; zwischen ihnen stehen die übrigen Formen, mit allerdings oft auffälligen Verschiedenheiten zwischen nahe Verwandten (Carcharias glaucus mit Myomeren von 1 mm Breite, Carcharias spec. ignota mit breiten Myomeren. — Lota unter allen Teleostiern durch breite Myomeren ausgezeichnet).

Wenn somit auch in der Ausbildung dieses Merkmals der Einfluß der bestimmt gerichteten inneren Entwicklung nicht zu verkennen ist, so kann doch der Einfluß auch der besonderen Lebensumstände nicht ganz ausgeschlossen werden (Schuppenbildung, Wirkung der Bewegung auf die Organe der Leibeshöhle). Immer aber handelt es sich um Teilwirkungen und Teilbedingungen als die einzigen, die wir anatomisch erfassen können.

II. Abschnitt.

Beiträge zur Kenntnis der Struktur der Myomeren und der Muskeln.

a) Die Längenverhältnisse der Muskelelemente.

Von dem inneren Perimysium möchte ich an dieser Stelle in Ergänzung des oben (S. 25) Gegebenen nur kurz über das bei den Urodelenmuskeln Festgestellte berichten. An Präparaten, die mit Azanfärbung das Perimysium im Längsschnitt der Muskelfasern dargestellt enthalten, konnte ich die Angaben neuerer Autoren darüber bestätigen (vor allem Benninghof, Feneis, Nagel). Die von Feneis beschriebenen Hüllfasern (zwischen Sarcolemm und Verbindungsfasern) mit gekreuztem Verlauf, die Verbindungsfasern (»adventitielle Fasern«, Nagel) und Verschiebemembranen sind deutlich zu er-

kennen. Auch der von NAGEL beschriebene spiralige Verlauf der adventitiellen Fasern konnte gelegentlich, besonders schon bei binokularer Betrachtung ungefärbter Präparate im polarisierten Licht festgestellt werden. Die Silberreaktion habe ich nicht angestellt: die feinwabigen Netze, die besonders am stumpfen Ende der Muskelfaser liegen, hat man teilweise als Gitterfasern beurteilt (vgl. S. 59). Neu war mir, bei den untersuchten Viszeralmuskeln der Perennibranchier (s. unten S. 68) zu sehen, daß das dreidimensionale Netz des Perimysiums am Muskelansatz mit der Außenschicht des Perichondriums zu einer Einheit verschmolzen war. Auch in der älteren Literatur findet man übrigens Angaben, die durchaus zutreffend und verwertbar sind, so in einer alten, vortrefflichen Dissertation von WOLFF (1877), später bei HOEHL (1898), GRIESMANN (1913), PETERFI (1913), ASAI (1915). Ich hebe das hervor, weil ich diese Leistungen nicht überall erwähnt oder anerkannt gefunden habe. Die heute verbreitete Lehre z. B. von der Verschiebung des Sarcolemms durch Maschenstreckung, die allerdings durch NAGEL in wesentlichen Punkten korrigiert worden ist, findet sich vollinhaltlich bei GRIESMANN, der somit als deren Autor zu gelten hat. Auch die moderne Auffassung des Sarcolemms als des innersten Teils des intermuskulären Bindegewebes führt auf GRIESMANN zurück, wenngleich derselbe auch die vom kollagenen Gewebe verschiedene Beschaffenheit dieser innersten Schicht nicht erkennen konnte. Hinsichtlich der Sarcolemmfrage möchte ich hier auf die sehr umfangreiche Literatur verweisen. [Das Sarcolemm nur die innerste Bindegewebsschicht: WAGENER (1863), FRORIEP (1878), GRIESMANN (1913), PAPPENHEIMER (1918), TELLO (1922), PLENK (1927), NAKADAI (1932), KATZNELSON (1934/35), NAGEL (1935). Außer dieser Schicht noch eine besondere von der Zelle stammende Hüllbildung, primäres Sarcolemm: SCHIEFFERDECKER (1911, Petromyzon), SUNIER (1913, Cyclostomen, Ganoiden, Teleostier), ASAI (1915), HÄGGQUIST (1920)]. Letzterer (1926, 1931) und MARCUS (zit. bei HÄGGQUIST 1931) fassen das sekundäre Sarcolemm als ein kollagenes Fasernetz auf[1]. Ich möchte mich besonders auf Grund meiner Beobachtungen im polarisierten Licht (s. unten S. 55ff.) den ersteren Autoren für meine Untersuchungsobjekte anschließen, wie es auch v. MÖLLENDORF (1933, S. 117) tut. Hiernach tritt die Natur des Sarcolemms am meisten zutage bei der als Endomysium bezeichneten Hülle der sogenannten Primärbündel. Um jede Faser liegt eine doppelt konturierte Membran; ihr eingelagert (PLENK) und aufgelagert liegt ein argyrophiles (Reticulin-)Netz. Erst die Umhüllung mehrerer Primärbündel nimmt rein kollagenen Charakter an. SCHAFFER faßt das Sarcolemm (1933, S. 184) als eine echte Zellmembran auf, in die die PLENKschen Gitterfasern möglicherweise mit feinsten Ausstrahlungen eintreten. SCHAFFER bestreitet ausdrücklich die kollagene Natur des Sarcolemms und hält es für eine albumoide Substanz, die eher Ähnlichkeit mit dem Elastin hat. W. J. SCHMIDT (1936) fand das Sarcolemm doppeltbrechend, worin ich ihm beistimme. Aber auch die Retikulinfasern sind doppeltbrechend (v. MÖLLENDORF 1933, S. 58). Weiteres s. unten S. 55ff.

Man unterscheidet bekanntlich innerhalb des Muskels Fleischfasern verschiedener Länge; ferner unterscheidet man unter den

[1] Vgl. S. 90.

Fleischfasern solche, die nur aus einem Satz gleich langer Muskelfasern bestehen, von solchen, die aus mehreren Muskelfaserlängen zusammengesetzt sind. Bei sehr vielen der von mir untersuchten Reptilien- und Amphibienmuskeln lassen sich Fleischfasern mit Sicherheit nicht abgrenzen. Sie sind hier so zart, daß ihre Messung jedenfalls makroskopisch nicht möglich ist. Im Schnitt kann man die Abgrenzung durch Verfolgung der derberen Perimysiumzüge vornehmen (z. B. Abb. 6). Oft ist aber auch das unmöglich, z. B. bei den kurzen Muskeln des Basipodiums. Hier fallen dann beiderlei Längenunterschiede zusammen, und man kann nur die Muskelfaserlängen einer Beurteilung unterwerfen. Ich will trotzdem beide Fragen gesondert behandeln.

Verschiedene Länge der Fleischfasern.

Im allgemeinen wohlbekannt und stets bei der Beschreibung der Muskelarchitektonik berücksichtigt; besonders interessiert hat hier der in dieser Hinsicht merkwürdigste M. soleus des Menschen [Drüner (1926), Uweda (1926)].

Fränkel und Frohse (1908, S. 321) setzen den Betrag der kürzesten Bündel eines Muskels = 100 und drücken dann die Differenz zwischen der Länge der kürzesten und der längsten Fleischfaserbündel in Prozenten aus. An einem menschlichen Arm fanden sie die geringste Abweichung (4%) in dem Musc. lumbricalis II, die größte (235%) im Musc. flexor digitorum sublimis. Ihrer Ansicht nach kann daher für den Grad der höchstmöglichen Zusammenziehung die Muskelbündellänge nur mit dem Vorbehalt verantwortlich gemacht werden, »daß nicht einmal die Hälfte der Durchschnittslänge erreicht zu werden braucht, bei ungefähr gleicher Bündellänge nicht einmal die Hälfte des Minimums«. Bei kompliziert gebauten Muskeln könne nur der Durchschnitt aller Bündellängen, d. h. die Länge des ganzen Muskelbauches in Betracht gezogen werden. Die eingehendsten Untersuchungen darüber verdanken wir bekanntlich R. Fick (besonders 1921 und 1925). Auch er stellt nicht unerhebliche Längenverschiedenheiten der gedehnten Bündel fest und verwertet die Durchschnittswerte. Bei der Bestimmung der Verkürzung am toten Objekt (1925, S. 516) ergibt sich, daß sich bestimmte Bündel nur auf erheblich weniger als die halbe Länge zusammenziehen; in anderen Fällen (1921, S. 1026) kommen viel stärkere Verkürzungen als auf die Hälfte zustande; sie betreffen aber gewaltsame (nicht gewohnheitsmäßige) Bewegungen meist mehrgelenkiger Muskeln, für die die E. Weber-A. Ficksche Regel nicht gilt. Die erstgenannten Abweichungen jedoch führen stets vor die Frage, durch welche fördernden oder hemmenden Einflüsse die Ausnutzbarkeit der Faserlängen im Leben geregelt wird (Fick 1925, S. 516). Inwieweit die Architektonik des Muskels seine reale Leistung bestimmt und wovon es abhängt, daß die einzelnen verschieden langen Teile harmonisch bei der Zusammenziehung des ganzen Muskels zusammenwirken (z. B. des M. soleus), ist, soweit ich sehe,

noch nicht Gegenstand einer Prüfung gewesen. Dies wäre um so wichtiger, als ja der Muskel auch seine gröbere Architektur, d. h. die verschiedene Länge und Lagerung der Fleischfasern, zum Teil erblichen, historischen Einflüssen verdankt und ererbtes Formgut neuen Leistungen anpassen muß.

Da Angaben über Bündellänge bisher eigentlich nur für den Menschen und einige Säugetiere vorliegen, so mögen als Material für künftige Untersuchungen hier Angaben über eigene Befunde folgen.

Im M. interosseus manus eines erwachsenen Salamanders (auf Serienschnitten durch die ganze Extremität) lagen nebeneinander Fasergruppen (Bündel, s. oben), die um $^1/_5$—$^1/_2$ kürzer waren als die längsten; die Sehnen waren dementsprechend länger. In einem Muskel der unteren Extremität eines 30 cm langen Alligators waren Bündellängen von 30%, 75% und 87%, bezogen auf die längsten Bündel, vorhanden; nach der Berechnungsweise von Fränkel und Frohse (s. oben) betrug die Differenz zwischen dem Minimum und Maximum der Bündellängen 440%. In dem M. subcoracoscapularis von Tejus, der ähnlich wie der menschliche M. deltoides gebaut ist, kamen Bündellängenunterschiede im Verhältnis 2 : 10 vor. Der M. flexor carpi ulnaris des erwachsenen Salamanders besteht andeutungsweise aus vier gröberen Bündeln, die Längenunterschiede bis zu 50% besitzen; sie liegen nebeneinander und wirken unmittelbar auf die Endsehne (vgl. Abb. 5).

Ich habe nur wenige Muskeln durchgemessen, auch auf die Berechnung von Indizes nach dem Vorgange von Fick (1921 und 1925) verzichtet, da die Fehlerquellen nur bei großem Material ausgeschaltet werden könnten. Für die Beantwortung der obigen Frage ließ sich den Präparaten aber doch hier und da etwas abgewinnen. Man darf bei dem »Muskel« nicht an den isolierten Zuckungsmuskel der Physiologie denken, sondern muß ihn im Zusammenhang mit der Nachbarschaft würdigen. Die kurzen Bündel des M. flexor carpi ulnaris des Salamanders sind z. B. am Ursprung eng mit Bündeln des tiefen Flexor digitorum verbunden; sie sind auch der ganzen Länge nach mit der Ulna in fibrösem Zusammenhange; die Dinge liegen also ähnlich wie bei dem menschlichen Muskel.

Verschiedene Länge der Muskelfasern innerhalb eines Muskels.

Daß es »monoplastische« (W. Krause, Eisler: monomere, Fürbringer) und »polyplastische« (polymere) Muskeln gibt, ist wohlbekannt. Auch, wie die kürzeren Fasern im Inneren der

Fleischfasern und — wo solche nicht unterscheidbar sind — im Inneren des Muskels endigen, ist seit 70 Jahren bekannt. Merkwürdigerweise ist diese ganze Literatur auch in den neuesten Lehr- und Handbüchern mit Ausnahme des Beitrages von Häggqvist entweder unbenutzt oder nicht ihrer Bedeutung gemäß benutzt worden. Braus (1921, S. 69) gibt in Fig. 37a ein stark schematisiertes Bild, in dem man durchlaufende Fasern sieht, solche, die von der Ursprungssehne kommen und im Bindegewebe enden, solche, die im Bindegewebe entspringen und zur Ansatzsehne ziehen, und solche, die ganz im Bindegewebe liegen. Auf S. 70 schreibt er jedoch nur den sehr langen Muskeln polyplastischen Bau zu. v. Möllendorff (1933, S. 113) erwähnt nur die verschiedene Faserlänge, und Schaffer (1933, S. 184) sagt nur, daß bei langen Muskeln Fasern im Bindegewebe enden. Über die anatomischen Beziehungen zwischen Fleischfasern und Muskelfasern findet man in Lehr- und Handbüchern überhaupt nirgends eine Angabe. Nur v. Möllendorff (1933, S. 174) erwähnt, daß sie sich auch hintereinander legen und durch Bindegewebe zusammengehalten werden. Wie? bleibt unerörtert. Vielfach herrscht die Auffassung, die sich anschei-

Abb. 6.

Längsschnitt durch den M. flexor carpi ulnaris eines erwachsenen Salamanders. Schnittdicke 17 μ. (Aus einer mit Intervallen aufgelegten Längsschnittserie durch die ganze vordere Extremität. Färbung nach v. Gieson.) Sehnen und Bindegewebsgerüst schwarz. Rechts ein aponeurotischer Längszug, Grenze zwischen dem M. flexor carpi ulnaris und dem M. flexor digitorum. Von der Mitte dieses Streifens an nach abwärts eine kurzfasrige Portion des Muskels; innerhalb dieser, durch Sehnenansätze hervorgehoben, die ganz kurzen Fasersätze. Links oben, durch Streifen zarten Muskelbindegewebes voneinander getrennt, drei Bündel von Muskelfasern. Weiter nach abwärts in verschiedener Hohe endigende Fasern.

nend sogar in den Unterricht Eingang verschafft hat, daß sich die Muskelfasern im Inneren der Fleischfaser mit ihren stumpfen Enden aneinanderlegen und miteinander verlötet, verkittet seien, und daß es für die Kontraktion der Fleischfaser nach der E. WEBER A. FICKschen Regel ohne Belang sei, aus wieviel miteinander verlöteten Muskelfasern sie zusammengesetzt sei. Auf welche Angaben der Literatur jene Annahme zurückgeht, ist mir festzustellen nicht gelungen. Möglicherweise ist es KÖLLIKERS Darstellung (1863, 1864, § 37; 1889, § 106), die aber von einer solchen Verlötung nichts berichtet, vielmehr ausdrücklich auch die kurzen Muskelfasern vom Perimysium umschlossen sein läßt. Es ist daher vielleicht willkommen, die Geschichte dieser Frage kennenzulernen.

Die frei im Inneren des Muskels endigenden Muskelfasern hat ROLLETT (1856) entdeckt; er fand sie beim Menschen, Rind, Kaninchen, Frosch, Karpfen und anscheinend in allen Muskeln. Er fand das Sarcolemm um diese Fasern herum erhalten und betont, daß es sich nicht um ein Entwicklungsstadium, sondern um einen Dauerzustand handele. Das spitze Ende der Fasern ist bald gegen den Ansatz, bald gegen den Ursprung des Muskels gerichtet. E. H. WEBER fand Ähnliches und hielt die beiderseits zugespitzte Gestalt der Fasern für den Regelbefund. HERZIG (1858) fand dann langgezogene spindelförmige Fasern mit äußerst feiner Spitze frei endigend bis zu 4 cm lang. Sie lagerten sich so aneinander, daß immer die Spitze des einen Primitivbündels am Bereiche eines anderen endete. Die Spitze verliert sich außerordentlich fein auf dem Sarcolemm des angrenzenden Primitivbündels. HERZIG und BIESADECKI (1858) beschreiben alsdann auch intramuskuläre Faserenden sehr mannigfacher Gestaltung (Teilung, Gabelung, Verästelung). FREY (1859) bestätigt ROLLETS Beobachtung, besonders die Angabe, daß die inneren Fasern ein vollständiges Sarcolemm haben. Dies Sarcolemm gehe in das intramuskuläre Bindegewebe über. WEISMANN (1861 und 1863) hielt diese Vorkommnisse allerdings (für den Frosch) für so selten, daß sie außer Betracht bleiben könnten; im M. sartorius des Frosches kämen nur durchlaufende Fasern vor (vgl. unten LINDHARDT). KÖLLIKER bestätigte in der IV. Auflage seines Handbuches (1863) ROLLETS Befunde, fand sie aber seltener beim Frosch. »Die Vereinigung der Muskelfasern geschieht . . . so, daß dieselben, indem sie einfach neben- und hintereinander sich legen, hierbei die Enden immer zwischen andere Fasern eng einschieben, zu rundlich-eckigen Bündeln von der Länge des ganzen Muskels sich verbinden; . . . sie werden hierbei von zarteren oder festeren Hüllen von Bindegewebe, dem sogenannten Perimysium, umschlossen.« Die V. Auflage (1867) wiederholt diese Angaben. TERGAST (1872) gab weitere Beispiele in den Augenmuskeln des Schafes. Die Untersuchungen von FELIX (1886) sind bekannter geworden, da sie KÖLLIKER in die VI. Auflage seines Handbuches aufgenommen hat (1889). Als wesentlich hebe ich hervor, daß FELIX (beim Menschen, Mm. pect. major, minor, biceps, triceps, glutaeus maximus, sartorius, gracilis) spitz zulaufende Fasern

im Innern sehr viel seltener als seine Vorgänger fand; häufiger waren abgestumpfte Enden, bald einfach, bald geteilt. Ab und zu fanden sich sogar Enden, die $1^1/_2$ mal so dick waren wie die Fasern sonst an der dicksten Stelle. Felix bildet ferner ein ganzes System intramuskulärer anastomosierender Fasern ab. Mayeda (1890) klärte die Verhältnisse auch hinsichtlich der Froschmuskeln auf (in ein und demselben Muskel verschieden lange Fasern), und Gages (1890) Untersuchungen an Vertretern aller Wirbeltierklassen zeigten, daß die intramuskulären Endigungen sehr mannigfach sind, unverzweigt, verzweigt und im intramuskulären Bindegewebe endigend oder mit anderen Fasern anastomosierend; vielfach fehlt bei diesen Verästelungen das Sarcolemm, die Faserenden setzen sich ohne solches ins Bindegewebe fort.

MacCallum (1898) hat am M. sartorius eines 14 cm langen menschlichen Fetus festgestellt, daß nicht alle Fasern durchlaufen. Er hält es für möglich, daß die Vermehrung der Faserzahl auf dem Querschnitt, die von dem Stadium eines 17 cm langen Fetus an beobachtet wird, darauf beruhen könne, daß sich ursprünglich hintereinander liegende Fasern ineinanderschöben, was spätere Untersucher widerlegten. Schiefferdecker (1903) fand bei menschlichen Muskeln spitz zulaufende, im Bindegewebe endigende Fasern. Es handelt sich aber hier nur um Äste von Fasern, deren Hauptteile noch weiter verlaufen. Dieselben Muskelfasern, sagt der Verfasser, können demnach mit einer Anzahl von Endigungen an verschiedenen Stellen im Muskel endigen. Anstatt einer solchen freien Endigung fanden sich auch vielfach intramuskuläre Verbindungen von Fasern, so daß das Ganze sehr an den Herzmuskel erinnerte, natürlich ohne dessen Kittlinien (Glanzstreifen). Lindhardt hat (1926) diese Angabe allerdings auf technische Mängel zurückgeführt, was ich nicht zu bestätigen vermag (vgl. auch weiterhin S. 47). Im gleichen Jahre (1903) hat Bardeen seine bedeutsame Untersuchung über den M. obl. abd. ext. veröffentlicht. Er findet durchlaufende Fasern nur dort, wo die Segmentierung erhalten ist; wo sie fehlt, kommen intrafaszikuläre Bündel vor. Diese Muskelanteile zeigen auch keine allseitig abgrenzbaren Fleischfasern; obschon man solche präparatorisch isolieren kann, sind sie auf Querschnitten nicht durch die ganze Länge zu verfolgen, weil sich das Bindegewebe unregelmäßig verhält und jede Fasergruppe (Fleischfaser, unit) aus verschieden langen Fasern besteht. Keine einzige Muskelfaser durchläuft in solchen Segmenten die ganze Länge des Bündels. Sie enden einerseits an der Sehne, andererseits im Bindegewebe; die im Zentrum gelegenen Fasern endigen beiderseits im Bindegewebe.

Die bisher nicht wieder bestätigte Angabe Bardeens, daß der Untergang der Segmente mit der Differenzierung der intermuskulären Fasern zusammenfällt, ist möglicherweise für das Verständnis der Sache nicht ohne Wert. Es kommt dazu, daß nach Bardeen — wie auch schon Seydel festgestellt hatte — diese Muskelteile plurisegmentär innerviert werden, im Gegensatz zu den unisegmentär versorgten, abgegrenzten Segmenten mit durchlaufenden Fasern. Es ist demnach wohl möglich, daß überhaupt

die verschiedenen Fasersätze innerhalb eines Muskels ihrer Herkunft nach auf verschiedene Myotome zurückzuführen sind.

DOGIEL hat dann bei seinen Untersuchungen über die Sehnenspindeln und ihre Nerven (1906) von der verschiedenen Länge der Muskelfasern, ihrer Endigung in Spitzen, Kolben oder Ästen berichtet. Sie endigen stets im Bindegewebe des Muskels. Demgemäß sind auch die Nervenendapparate nicht nur an der »makroskopischen Sehnengrenze«, sondern »in der gesamten Ausdehnung eines jeden Muskels in verschiedener Entfernung von der makroskopischen Sehnengrenze wahrnehmbar«. Er spricht ausdrücklich von einem makroskopischen und mikroskopischen Muskelsehnenübergang.

Bei diesem Stande der Kenntnisse hätte eigentlich schon damals die Frage zur Beantwortung gelangen müssen, wie die Kontraktion des Gesamtmuskels oder auch nur einer Fleischfaser bei diesem elementaren Aufbau überhaupt möglich sei. Wenn sich alle Muskelprimitivbündel, die zur Kontraktion gelangen, gleichmäßig verkürzen, sei es auch nicht auf die volle Hälfte vom maximal gedehnten Zustande aus, so müßten, wenn die bisherige Auffassung von der Tätigkeit des Muskels richtig wäre, die durch ihre feinen Sehnen mit der makroskopischen Muskelsehnengrenze verbundenen intramuskulären Primitivbündel Verschiebungen sehnenwärts erleiden. Dabei müßte eine Schlängelung der kleinen Sehnen stattfinden, und der Vorgang müßte bei der Erschlaffung des Muskels rückgängig gemacht werden können. Ich finde bei BRAUS (1921, S. 70 und 73) Betrachtungen über die Rolle des intramuskulären Bindegewebes, aus denen hervorgeht, daß er ein hier verborgenes Problem wohl geahnt hat. Er bezeichnet ausdrücklich das innere Perimysium als eine Zwischenschaltung zwischen den äußerlich sichtbaren Sehnen und den im Inneren endenden Muskelfasern, gelangt aber zu keiner befriedigenden Beurteilung der Sachlage. Daß die weitere Untersuchung zunächst jenen Weg nicht nahm, beruht wohl darauf, daß gerade damals (1910) O. SCHULTZE mit seinen Arbeiten auftrat und sich das Interesse vor allem der Frage des Muskelsehnenüberganges zuwandte. Indirekt hat dann aber die großartige Diskussion, die sich an O. SCHULTZES Arbeiten anschloß, doch wieder zu der Frage zurückgeführt, die zur Entscheidung erst reif wurde, nachdem die Natur des intramuskulären Bindegewebes und seiner Beziehungen zur Muskelfaser genauer bekannt geworden waren (HÄGGQVIST 1921, 1926). Das Verdienst, diese Fragen mit der der Muskelfaserlängen zu einem einheitlichen Problem vereinigt und das Problem in neuer Weise gelöst zu haben, gebührt LINDHARDT (1926, 1932).

Histologisch ist folgendes das Wesentliche seiner Feststellungen: Im M. sartorius des Frosches (und auch im M. semimembranaceus also nicht nur in sehr langen Muskeln; vgl. meine eigenen Befunde weiter unten) kommen drei Sätze von Faserlängen vor, lange, mittlere und kurze. Keine Faser läuft ganz durch. Sie sind so angeordnet, daß überall neben den dünnen Enden auch dickere Faserstrecken liegen, so daß der Muskel im ganzen nirgends schmal ist. Es wird unter anderem eine im Inneren entspringende und endigende Faser abgebildet, die 19.4 mm lang ist und an einem Ende 36 mal so dick ist als am anderen, fein zugespitzten. Es kommen korkzieherartig umeinander gewundene Fasern vor und Fasern, die sich um eine gestreckte Faser herumwinden. Die Summe der Längen verschiedener Fasern, die von den beiden Endsehnen ausgehen, sich also teilweise überlagern, ist größer als die Muskellänge. Dieser Längenüberschuß (Surplus) beträgt bis zu 8.9 mm, also fast $^1/_3$ der Gesamtlänge des Muskels. Alle Fasern endigen im Muskelbindegewebe.

Für den weiteren Fortgang meiner eigenen Darstellung möchte ich einen Befund Lindhardts als wesentlich hervorheben. Er fand am M. sartorius des Frosches außen ihm aufliegende Muskelfaserzüge, die im Perimysium endeten; »ein einzelnes dünnes Bündel kreuzte die Oberfläche des Muskels und ging in das (perimuskuläre, Abb. 7a) Bindegewebe über«.

Hinsichtlich der physiologischen Folgerungen möchte ich auf die Originalarbeiten (besonders 1932) verweisen. Wichtig ist besonders, daß ein Schnitt senkrecht zu der Faserrichtung nicht mehr als »physiologischer Querschnitt« betrachtet werden kann, da er eben nicht alle Fasern des Muskels treffen kann. Was die Frage der Kontraktion des Gesamtmuskels und ihrer Beziehungen zu den inneren Vorgängen anbelangt, so kommt Lindhardt zu folgender Beurteilung: Gleichzeitige aktive Kontraktion aller Fasersätze ist im Froschsartorius unmöglich. Kontrahiert sich ein Fasersatz, so wird ein anderer passiv in Spannung versetzt. Wahrscheinlich dient die Anordnung der Fasern dazu, die Spannung auch im nur teilweise kontrahierten Muskel gleichmäßig zu verteilen.

Voraussetzung dieser Annahme ist, daß das Muskelbindegewebe mit den Muskelfasern allseitig verbunden ist. Dies ist besonders durch Häggquist vertreten und wahrscheinlich gemacht worden. Seine von Lindhardt übernommene Annahme, daß die Telophragmen kollagener Natur und mit dem Sarcolemm verbunden seien, ist mehrfach in Zweifel gezogen (Nagel 1935) worden, bildet jedoch keine unerläßliche Voraussetzung für die Vorstellung einer Verbindung von Muskelfaser und Bindegewebe.

Als eigene Beobachtungen teile ich nur wenige mit; bei dem umfangreichen Material hätte Durchsicht und Zeichnung aller etwa feststellbarer, hierhergehöriger Befunde übermäßig viel Zeit erfordert. Auf die kurzen, langsehnigen Muskelfasern in den Myomeren der Urodelen bin ich bereits oben eingegangen; ich fand solche Fasern auch im M. rectus abdominis des Menschen. Bei Siredon fanden sich in den Mm. subkertobranchiales Muskelfasern, die sehr verschieden weit vom Perichondrium endeten.

Der M. flexor carpi ulnaris des Salamanders, der bereits wegen der verschiedenen Länge seiner gröberen Bündel oben erwähnt worden ist, zeigte auch erhebliche Längenunterschiede der Muskelfasern (Abb. 6). In den längeren Bündeln (links in Abb. 6) besaßen die kürzesten Fasern nur etwa 64 % der Bündellänge; in dem kürzesten Bündel (rechts in Abb. 6) waren sie nur 48–57 % der Bündellänge lang. Da dies kürzeste Bündel selbst nur halb so lang ist wie der ganze Muskel, so finden sich auf die Gesamtlänge bezogen in diesem von mir genauer untersuchten Muskel Primitivbündel von 24–64 % dieser Länge neben durchlaufenden Fasern.

Beim M. trapezius von Tejus schieben sich kurze Muskelfasern mit längeren Endsehnen vereinzelt zwischen die längeren ein. Dieser Unterschied ist nicht etwa durch Verwerfung am Ursprung ausgeglichen, während dies bei den langen Fasern der Fall ist, die sich (auf Schnitten senkrecht zur Oberfläche des Muskels) in dachziegelartiger Überlagerung schräg gegen die Sehne vorschieben.



Abb. 7.
Ursprung einer Zacke des M. serratus profundus eines erwachsenen Tejus von einer Rippe. Flachschnitt durch das Perichondrium der Rippe. Schnittdicke 10 μ. Erklärungen im Text. Färbung nach v. Gieson.

Beim M. flexor digitorum fibularis des Alligators finden sich am fibularen Ursprung zwischen kurzsehnigen Fasern noch erheblich kürzere mit entsprechend längeren Sehnen. Ganz auffällig ist die gleiche Erscheinung am Rippenursprung des M. serratus (Abb. 7), wo einzelne Muskelfasern so weit vom Perichondrium entfernt sehnig werden, daß ihre Sehne dreimal so lang ist wie die der dicht an das Perichondrium herantretenden Muskelfasern.

Im M. gastrocnemius des Alligators liegen verschieden lange Muskelfasern nebeneinander. Der Muskel ist sehr einfach gebaut (Abb. 8), besteht aus einem medialen und lateralen Teil, zeigt keine ausgesprochenen Fleischfasern, und seine Muskelfasern laufen nahezu parallel zueinander. Es finden sich drei Arten solcher Fasern: durchlaufende, die von Sehne zu Sehne gehen; solche, die die gemeinsame Endsehne nicht erreichen, und solche, die

nicht von der gemeinsamen Ursprungssehne entspringen. Letztere beide endigen oder entspringen im Perimysium mit zugespitzten Enden (Abb. 9). Dabei reichen die Fasern der 2. Gruppe über die Ursprünge der 3. Gruppe hinaus weiter distal; beide Fasergruppen zusammen sind also länger als die durchlaufenden Fasern. (Faserlängenüberschuß, »surplus«, LINDHARDT, s. oben.) Es war mir dabei auffällig, daß die freien Faserenden in bestimmten, distal gelegenen Zentren gehäuft lagen (Abb. 8), was



Abb. 8.



Abb. 9.

Abb. 8. Übersichtsbild eines Längsschnittes durch den M. gastrocnemius lateralis (links) und medialis eines jungen Alligator beins. Durch Kreise sind diejenigen Stellen bezeichnet, innerhalb derer sich vorzugsweise die inneren Muskelfaserenden vorfanden.

Abb. 9. Zwei freie, innere Muskelfaserenden aus dem M. gastrocnemius medialis des in Abb. 8 abgebildeten Schnittes. Schnittdicke 16 μ. Die Stelle liegt im oberen Kreise dieser Übersichtsfigur. Die links im Bilde liegenden Faserstauchungen sind Kunstprodukte. Färbung nach v. Gieson.

vielleicht für die Zugehörigkeit zu verschiedenen Myotomen spricht (siehe oben S. 43).

An einem anderen, leider nicht mehr genau bestimmbaren Unterschenkelmuskel des Alligators wurden ebenfalls spitze und stumpfe Enden frei im Inneren des Muskels angetroffen; besonders günstig für die Beobachtung ihrer Befestigung im Perimysium liegen die Verhältnisse bei den feinst zugespitzten Faserenden.

Im M. subcoracoscapularis von Tejus zeigten sich an solchen

frei ins Bindegewebe auslaufenden Fasern weitere Differenzierungen dieses Bindegewebes; Strecken desselben formten sich zu einer Sehne, die zahlreichen, schief an sie herantretenden Fasern Befestigung bietet; auch von der Adventitia der Gefäße sah ich Muskelfasern entspringen.

Sehr merkwürdig ist ein Befund von sehr kurzen Fasern im M. obl. abd. internus der Maus, die ventral von der Aponeurose des Muskels von dieser entspringen und zum ventralen Blatt der Rectusscheide treten.

b) Die Verhältnisse an der Muskelsehnengrenze.

Ich beabsichtige hier zunächst die gröberen Verhältnisse zu beschreiben, d. h. die Befunde, nach denen die Muskelprimitivbündel bei ihrem Ansatz an der Sehne sich mehr oder weniger weitgehend gabeln, spalten, verästeln und miteinander anastomosieren und demgemäß auch die Muskelsäulchen nach verschiedener Richtung auseinanderstreben oder auch sich wieder miteinander verflechten.

Einschlägige Angaben sind seit langem bekannt: WEISMANN (1863), FRORIEP (1878), GAGE (1890; in einer Arbeit gleichen Inhalts, mir nicht zugänglich, schon 1889); letztere Arbeit hat KÖLLIKER (1889) benutzt, ferner auch PETERFI (1913) und PAPPENHEIMER (1918). Auch die Netzbildung quergestreifter Muskelfasern ist bekannt. Sie wurden genauer von SUSANNA GAGE (1889) beschrieben und abgebildet, deren Angaben KÖLLIKER (1889, S. 371) übernommen hat. SCHIEFFERDECKER (1903) bezeichnet sie als eine »ganz allgemeine Erscheinung« normaler (nicht pathologischer) Art und findet, daß Fibrillenzüge, Sarcoplasma und Kerne aus einer Muskelfaser in die andere übergehen. Nach THOMA (1908), der diese Anastomosen ebenfalls bei vielen Säugetieren und Anuren gefunden hat, handelt es sich indessen nur um Verschmelzung der Sarcolemmschläuche.

Es mag sein, daß man diese Eigentümlichkeit der quergestreiften Muskelfasern als bedeutungslos — gibt es im Organischen etwas ohne »Bedeutung«? — angesehen hat. Sie ist jedenfalls, wenn überhaupt, in unseren Lehr- und Handbüchern, abgesehen von der Zungenmuskulatur, nur nebenbei angeführt[1].

[1] Aus der jüngsten Literatur erwähne ich GÖRTTLER (1935) und VOSS (1936). Ersterer sagt, daß die von ihm experimentell erzeugte netzförmige Struktur der quergestreiften Muskelfasern »normalerweise beim Skelettmuskel ganz unbekannt« sei. VOSS sagt, daß die quergestreiften Muskelfasern parallel geordnet sind und »nirgends untereinander zusammenhängen«. v. MÖLLENDORFF (1933, S. 112) erwähnt zwar Teilungen und Anastomosen, hebt aber (S. 86) ihre Seltenheit (z. B. in der Zunge) hervor. — In Vergessenheit geraten ist die Angabe von PODWYSSOZKI (Arch. mikrosk. Anat. Bd. 30, 1887) daß die Hautmuskelfasern im Gesicht in Fibrillenbündel, ja Einzelfibrillen ausstrahlen, deren jede sich mit einer Bindegewebsfibrille in Verbindung setzt.

Man wußte offenbar damit nichts anzufangen. Gerade im Gegenteil dazu erblicke ich in dieser Differenzierung eine für die Beurteilung der quergestreiften Muskelfaser bedeutungsvolle Erscheinung.

Schon die Anordnung der Fibrillenbündel (Muskelsäulchen) innerhalb der Faser zeigt oft Besonderheiten, die ich als eine Vorstufe der Fasergabelung ansehen muß. Mit Ausnahme der Insektenmuskelfasern, der Fasern der Teleostiermuskeln (Länsimaki 1910) und einiger anderer Fälle (Ringbinden, M. Heidenhain) haben nach der Literatur, auch der neuesten (Häggqvist im Handbuch der Mikr. Anat. 1931), die Myofibrillen annähernd parallelen Verlauf. Ich finde allerdings einige wenige Abbildungen, die das anders zeigen, so bei Peterfi (1913, Fig. 8 vom Frosch) und Loginow (1912, Fig. 2 und 5 vom M. tibialis ant., und Fig. 6 vom M. gastrocnemius des Menschen), wo gegen das Sehnenende ein Fibrillenbündel aus der parallelen Lage herausschwingt und in die Richtung eines anderen einlenkt, ohne diese genau zu treffen. Es fällt bei diesen Bildern auf (Fig. 2 und 6 bei Loginow), daß die zu diesen abgelenkten Myofibrillen gehörigen Sehnenfibrillen in der Richtung dieser Ablenkung liegen. Ähnliches habe ich an vielen Muskelfasern meines Materials gesehen und möchte als eine stets nachzuweisende Tatsache hier festhalten, daß nicht nur, wie allgemein bekannt, die Sehnenfasern, die zu einer Muskelfaser gehören, sondern ausnahmslos die Sehnenfibrillen, die zu einer Myofibrillengruppe gehören, ja jede Sehnenfibrille, die zu einer einzelnen Myofibrille gehört, die Verlaufsrichtung fortsetzt, die die Myofibrille am Sehnenende besitzt, mag ein Sarcoleum dazwischengelagert sein oder nicht[1]. (Genaueres siehe noch weiter unten S. 69.)

Es ist diese Beobachtung nichts anderes als eine Bestätigung und Verallgemeinerung dessen, was Boeke für die larvalen Muskelfasern von Teleostiern festgestellt hat (s. oben S. 21).

Bei Chimaera (Abb. 10), wo ich das am eingehendsten untersucht habe, weichen in den einfacheren Fällen die Myofibrillen in der sarkoplasmareichen Faser pinselförmig auseinander; das tun dann auch die Inofibrillen im Septum. Daran reihen sich Zustände, in denen ein solches von der Achse der Faser wegstrebendes Fibrillenbündel als Zipfel von der Muskelfaser abge-

[1] Vgl. S. 90.

spalten ist. Weiter kommen Fälle vor, wo die Muskelfaser in mehrere plumpe Enden gespalten ist, deren jedes verschiedene Faserrichtung der Myofibrillen zeigt (Abb. 10b). Es kommt dabei sogar (Abb. 10a) vor, daß eines dieser Enden hakenförmig gekrümmt eine Richtung in das Septum hinein einschlägt, die von der Richtung der anderen Enden um fast 90° abweicht. In all diesen Fällen setzen die Inofibrillenbündel für die gröbere Betrachtung die Richtung der Myofibrillenbündel fort. Diese Sehnenfibrillen gehen dann in das oben (S. 23) beschriebene gröbere Netz des Septums über, und eine einzelne Muskelfaser, wie die in Abb. 10a abgebildete, wirkt nach mehreren, weit auseinanderführenden Richtungen, eine merkwürdige, bislang nur von den verästelten Muskelfasern der Zungenmuskulatur bekannte Tatsache. Sie hat aber weitverbreitete, wenn nicht allgemeine Bedeutung.



a



b

Abb. 10.

Abbildung zweier Muskelfasern aus dem M. obl. abd. superior (Schenkel α von Maurer) einer erwachsenen Chimaera. Schnittdicke 13 μ. In Abb. 10a auch der Querschnitt eines Gefäßes mit Inhalt. Die Faserungen der Myofibrillen an ihren Enden sind naturgetreu der angewendeten Vergrößerung entsprechend gezeichnet. Vgl. den Text S. 55 Absatz 3 und Abb. 16. Färbung nach v. Gieson.

Ich habe Beispiele dafür bei Urodelen, Reptilien und beim Menschen (M. rectus abdominis) gefunden. Überall ist das, was ich für wichtig halte, nicht die Verästelung der Muskelfasern an sich, sondern die sich darin offenbarende Beziehung der Myofibrillen zu den Sehnenfibrillen im Sinne einer strengen, räumlichen Zuordnung, oder wie ich es jetzt ausdrücken möchte, die Einbeziehung der Myofibrillen in das allgemeine Bindegewebsnetz.

Als Beispiel führe ich zunächst segmentale Muskelfasern aus der dorsalen Rumpfmuskulatur von Proteus an (Abb. 11). In einigen Fällen liegt die Fortsetzung der Faserrichtung in der

Längsachse der Muskelfaser, die ungeteilt ist. Hier bietet sich genau das Bild von Hippocampus dar. Einzelne Myofibrillenbündelchen (Muskelsäulchen) setzen sich in ebensolche Sehnenfibrillenbündelchen fort. Das System zeigt, wenigstens an der

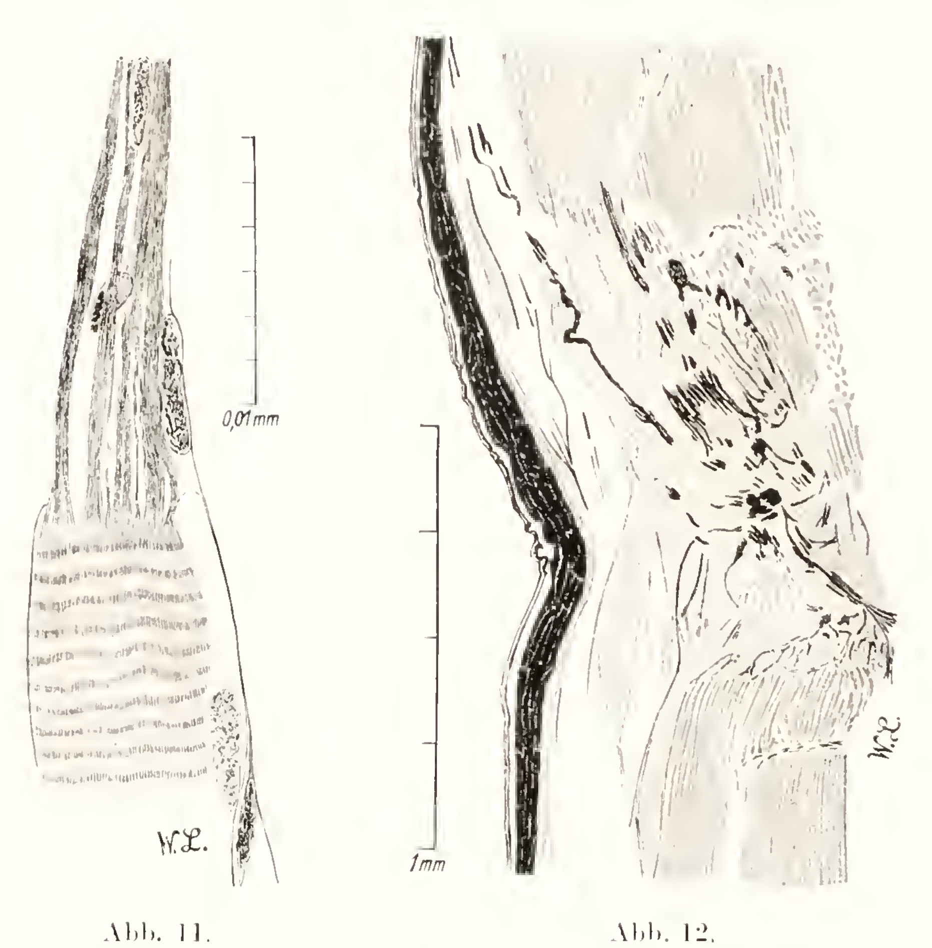


Abb. 11. Abb. 12.

Abb. 11. Kontinuierlicher Muskelsehnenübergang aus einem Segment der dorsalen Rumpfmuskulatur eines erwachsenen Proteus. Schnittdicke 7,5 μ. Färbung nach v. Gieson. Rechts ist das Sarcolemm künstlich abgehoben. Rechts unten die (weiß gelassene) Spitze einer zweiten Muskelfaser, an ihr ein Bindegewebskern. Der zarte Bindegewebszug (Perimysiums) legt sich dem Sarcolemm der gezeichneten Muskelfaser sehr dicht an. Innerhalb des künstlichen Spaltraumes ein Sarcolemmkern. Weiter distal Bindegewebskerne, deren einer (der mittlere) plastisch wiedergegeben ist, entsprechend dem Bilde im Binokular (Sehnenzelle?).

Abb. 12. Sagittalschnitt durch das ventrale Stück einer Inscriptio tendinea des M. rectus abdominis vom Menschen (Hingerichtetem). Schnittdicke 25 μ. Färbung mit Azan. Erklärungen im Text.

Übergangsstelle, exakte Zuordnung je einer Ino- zu einer Myofibrille. Häufiger aber sind gegabelte Muskelfasern, deren einzelne Enden dann die gleiche Zuordnung aufweisen. Die erstgenannte Zuordnung ist also nur ein Spezialfall der allgemeinen Gleichrichtung bei jeder Art der Lagerung und Richtungsabweichung.

Die gleiche Erscheinung findet sich auch in der segmentierten Muskulatur der höheren Tiere. So zeigt der M. rectus superficialis von Tejus auf Flachschnitten parallel zu seiner Oberfläche deutliche Netze von Muskelfasern[1]. Die an die Inscriptiones tendineae herantretenden Faserenden zeigen Gabelungen, die nach verschiedener Richtung weisen und diesen Richtungen entsprechende Fortsetzungen im Bindegewebe der Inscriptio besitzen.

Auch beim Menschen ist die gleiche Erscheinung zu beobachten. Eine Inscriptio tendinea des M. rectus zeigt ein sehr unerwartetes Verhalten (Abb. 12). Die Muskelfasern der einzelnen Segmente stehen nicht etwa direkt miteinander durch Sehnen in Verbindung. Man kann den tatsächlichen Zustand aus dem eines Septums der Fischmuskulatur (Abb. 5) dadurch entwickeln, daß man sich dessen Faserzüge durch eingelagertes Fettgewebe auseinandergesprengt vorstellt. Im übrigen ist aber alles grundsätzlich dasselbe. Zwischen die Segmente tritt ein System von ventrodorsal gerichteten Faserplatten und -zügen hinein, das sich vom ventralen Blatt der Rectusscheide ab- und sich nach dorsal allmählich in Sehnenzüge auflöst. Diese dorsoventral gelagerte Platte nimmt die Einzelsehnen und -sehnchen der Muskelfasern auf.

Genau wie bei den Fischen wirken demnach die Muskelfasern der Rectussegmente nur über ein fibröses Zwischenblatt und erst durch dessen Vermittlung auf das ventrale Blatt der Rectusscheide; in diesem ziehen die Fasern des Zwischenblattes weiter, und das System gewinnt dann Anschluß an das von MOLLIER makroskopisch präparierte Faserwerk der ventralen Bauchwand (1930).

Die einzelnen Muskelfasern verhalten sich in dem von mir auf Sagittal- und Frontalschnitten untersuchten Segment so, wie es S. 23 beschrieben worden ist. An ihren Enden ziehen Bindegewebsbündel tangential vorbei, mit denen sie sich verbinden. Oder es sind feine Sehnchen der einzelnen Muskelfasern vorhanden, die an diese tangentialen Faserzüge oder auch an die entferntere

[1] SCHAFFER (1933) erklärt, daß die Netzbildung der quergestreiften Muskelfasern nicht an Schnitten, sondern nur an Isolationspräparaten mit Sicherheit nachgewiesen werden könne. Ich möchte das nur insofern gelten lassen, als auch der erfahrene Mikroskopiker an Schnitten oft zweifelhaft sein und solche Fälle ausscheiden wird. Liegen die Fasern aber räumlich getrennt und in verschiedenen Ebenen (Abb. 13), so ist auch das Schnittbild eindeutig beweisend. Beweisender sind natürlich Häutchenpräparate und kleine, isolierte Fasergruppen, besonders wenn sie mit dem Binokular untersucht werden (vgl. auch oben die Literatur: GAGE, KÖLLIKER).

Zwischenplatte herantreten (vgl. auch oben Abb. 5). Häufig vorhandene, gegabelte Muskelfaserenden setzen sich in diesen gleichgerichtete Bindegewebszüge fort.

Auch hier beherrscht also dieselbe Muskelfaser verschiedene Zugrichtungen innerhalb des Bindegewebes. Auch an den Skelett-

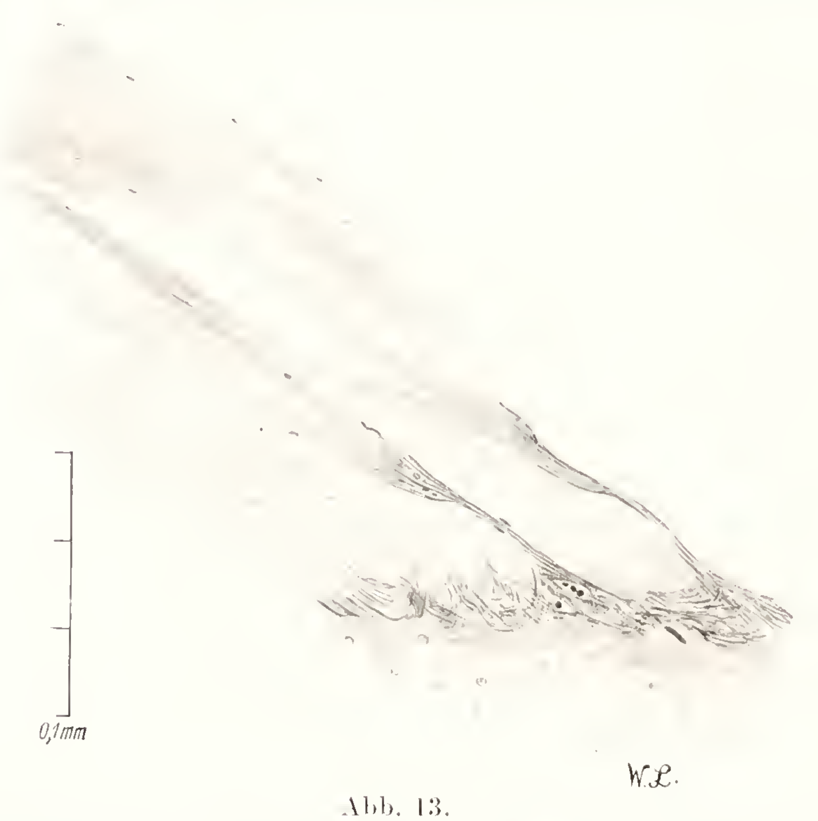


Abb. 13.

Längsschnitt durch den M. subkeratobranchialis mit seiner Insertion am Keratobranchiale eines erwachsenen Siredon. Schnittdicke 5 μ. Färbung Hämatoxylin-Eosin. Rechts und links im Bilde zwei Gruppen von Muskelfasern, deren netzförmige Anastomosenbildung aus dem Schnitt nicht mit Sicherheit erschlossen werden, aber als wahrscheinlich angesehen werden kann. In der Mitte eine Muskelfaser, die deutlich in zwei Bündel zerfällt. Jedes Bündel tritt mit einem Bündel einer anderen Muskelfaser zu einer neuen Einheit zusammen. Durch dunklere Tönung ist angedeutet, daß die Fasern in verschiedenen Ebenen liegen. Die sich teilende Faser ist schmaler als die rechts von ihr liegenden. Die dritte Faser von rechts ist durch den Schnitt teilweise unvollständig gemacht worden. Die Querstreifung ist bei diesem Präparat bei der angewendeten Vergrößerung nicht deutlich. Vorherrschen einer Längsstreifung, Schwarz die kollagenen Fasern.

muskeln sind solche Befunde häufig. Ich schildere zwei Beispiele, die sich in der Viszeralmuskulatur von Siredon fanden.

Abb. 13 zeigt Muskelfasern aus dem M. subkeratobranchialis, die z. T. dicht am Perichondrium, teils als kürzere Fasern entfernter von ihm in Sehnen übergehen. Überall im Präparat finden sich Faseranastomosen, die an den kürzeren Fasern besonders deutlich hervortreten. Aus den Anastomosen, bei denen in diesem Falle

die Sarcolemme schwinden (s. oben, SCHIEFFERDECKER, THOMA), gehen entsprechend den Fibrillen einheitliche Sehnen hervor, die sich ihrerseits längs des Perichondriums wieder netzig verbinden. Hier ist also deutlich Netzstruktur der Myofibrillen mit Netzstruktur der zu diesen gehörigen Inofibrillen verbunden. Beiderlei Netze bilden eine Einheit.

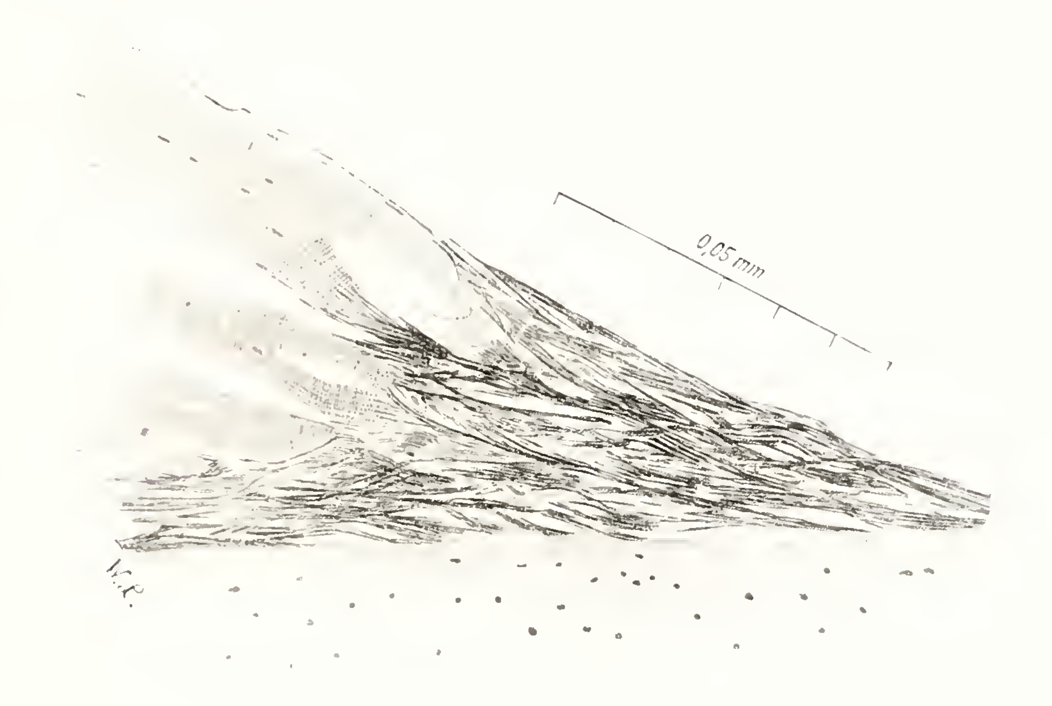


Abb. 14.

Insertion eines M. subkeratobranchialis am Keratobranchiale eines erwachsenen Siredon. Schnittdicke 20 μ. Färbung Azan. Von rechts nach links: Eine schmalere Muskelfaser auf einer dickeren liegend; ihr Ende, vom teilweise getroffenen Sarcolemm umgeben, zeigt ein angeschnittenes Ende und ein nach abwärts gerichtetes Fibrillenbündel. Unter ihr eine dickere Muskelfaser, teilweise durch den Schnitt unvollständig. Ihre Gabelung sichtbar an dem nur teilweise im Schnitt erscheinenden Sarcolemm. Das untere Gabelende vollständig im Perimysium steckend. Die dritte Faser durch den Schnitt unvollständig, zeigt (links von dem Bindegewebskern) ein schmales Myofibrillenbündel, sich in eine besondere dünne Sehne fortsetzend. Vierte Muskelfaser vollständig, mit Sarcolemm. Hinsichtlich der aus den Verästelungen der Muskelfasern sich entwickelnden Sehnenfibrillen und ihrer Verflechtung vgl. die Beschreibung im Text. Die im Präparat blauen Sehnenfibrillen schwarz gezeichnet.

Ähnliches fand sich in einem der Mm. levatores arcuum branchialium desselben Tieres. Abb. 14 zeigt verästelte Muskelfasern. Das Sarcolemm ist als Abschluß an der einen (links gelegenen, axial getroffenen) Faser deutlich. Die Myofibrillenbündel treten (wie oben für Chimaera, Abb. 10, geschildert) nach verschiedenen Richtungen auseinander, und die zu ihnen gehörigen Sehnenbündel setzen deren Richtung fort. So kommt es, daß von ein und der-

selben Muskelfaser Sehnen nach ganz verschiedener Richtung ziehen. Diese Sehnenbündel müssen demnach weiterhin Durchflechtungen eingehen, und erst am Perichondrium bilden sich endgültige Sehnenzüge, die nun aber die Zugrichtung ganz verschiedener Muskelfasern fortleiten, ebenso auch die Fortsetzungen der Perimysien verschiedener Muskelfasern enthalten. Auf diese Anordnung paßt nahezu genau die oben (S. 24) für die Myosepten gegebene Beschreibung.



Abb. 15.

Insertion des M. extensor iliotibialis an der Tibia eines jungen Alligator lucius. Schnittdicke 8 μ. Drei verästelte und netzförmig verbundene Muskelfasern, sich in eine Sehne fortsetzend, die aus netzförmig miteinander verflochtenen Bündeln besteht. Färbung nach v. Gieson.

Auch bei Reptilien habe ich Ähnliches gefunden; ich erwähne den M. extensor ilio-tibialis des Alligators (Abb. 15), der vor dem Sehnenende ein breites Netzwerk von Muskelfasern zeigt; gleichzeitig bildet aber auch die dazugehörige Sehne ein ausgesprochenes Fasernetz.

Entscheidend ist natürlich die Frage, wie sich die Myofibrillen zu den Sehnenfibrillen an der Übergangsstelle selbst verhalten, und es ließ sich nicht umgehen, auch dieser Frage besondere Aufmerksamkeit in zeitraubenden Untersuchungen zu widmen.

Die neuere Geschichte[1] des Problems (Clara 1931, Häggqvist 1926, 1931, Nakadai 1932, Schüle 1935) soll hier nicht dargestellt werden[2]. Bemerkt sei, daß Schaffer (1933, S. 195) eine Kontinuität für die embryonalen Muskelfasern annimmt, weil sie zu einer Zeit, wo sie noch keine Sarcolemm besitzen, Bewegungen auslösen können. W. J. Schmidt (1936) hat zum ersten Male die

[1] Hinsichtlich der älteren ergänze ich die historischen Darstellungen durch den Hinweis auf Podwyssozki, der bereits i. J. 1887 für die Continuität eintrat, sie auch bewies (S. 47, Anm.).

[2] Vgl. S. 90.

Untersuchung im polarisierten Licht vorgenommen und für Hippocampus-muskeln eindeutig festgestellt, daß die kollagenen Fasern in die Muskelfaser eindringen, nicht mantel- oder strumpfartig das Ende der Muskelfaser umfassen und ohne Übergangssubstanz hart und unvermittelt an die Hypofibrillen angrenzen. Diese letztere Feststellung ist auch gegenüber OSCAR SCHULTZES Darstellung neu: »Die Kontinuität wird so hergestellt, daß ... jeweils eine Fibrille der einen Art in scharfer Grenze auf eine solche der anderen Art trifft und mit ihr verklebt« (S. 345). Diese Verklebung leistet nach W. J. SCHMIDT das, was mechanisch erforderlich ist, sei es durch Adhäsion — auch eine Kittsubstanz sei daher nicht undenkbar —, sei es durch die molekularen Kräfte der Mizellen. Daß solche Kräfte vorhanden sind, ergeben die Untersuchungen über den Molekularbau der Sehnen (GRAEFER und NAHRING 1931, WÖHLISCH 1932). WÖHLISCH betont zugleich die Ähnlichkeit im mizellaren Aufbau der Sehnen- und Myofibrille.

Ich selbst habe an gefärbten Schnittpräparaten mit der gewöhnlichen Untersuchung eine ganze Anzahl von sicheren Beobachtungen über die Kontinuität machen können (Abb. 11), habe eben diese Schnittpräparate (Rumpfmuskel Chimaera, Kiemenmuskulatur Siredon) auch im polarisierten Lichte untersucht und neuerdings eine Reihe besonderer Präparate dafür hergestellt (dorsale Längsmuskulatur, Oberarmflexoren, Palmar- und dorsale Fingeraponeurose mit einstrahlenden Muskelfasern einer 12 mm langen Salamanderlarve in Zupf- und Häutchenpräparaten, Isolationspräparate des M. transversus abdominis erwachsener Salamander, Totalpräparate des ganz zarten M. transversus abdominis erwachsener Tritonen, Zupfpräparate des M. rectus abdominis von metamorphosierenden Kaulquappen). Wichtig ist bei diesen Untersuchungen die Anwendung des über dem Polarisator einschiebbaren Glimmerplättchens. Hierdurch (W. J. SCHMIDT) erhält die kontraktile Fibrille einen bräunlichgelblichen Ton, während die kollagenen Fibrillen ihr leuchtendes Weiß bewahren.

Der Hippocampusmuskel ist deshalb ein dankbares Untersuchungsobjekt, weil er bereits bei gewöhnlicher Untersuchung ein einwandfreies Bild ergibt. Die bekannten Schwierigkeiten anderer Objekte werden aber durch Anwendung des polarisierten Lichtes nicht vermindert. Eine ganz besondere Schwierigkeit, auf die bisher nur SCHÜLE (1935) aufmerksam gemacht hat, ist die, daß axiale Längsschnitte der ganzen Faser, die man natürlich zu erzielen sucht, und axiale Schnitte an den Faserenden nicht dasselbe sind. Das hängt mit der oben schon erwähnten Verwerfung der Myofibrillen am Faserende zusammen. Vor allem aber biegen die Sehnenfibrillen meist sofort außen am Sarcolemm in andere Ebenen ein, und selbst an Totalpräparaten läßt sich dann die Myofibrille nicht verfolgen, selbst wenn Kontinuität vorhanden ist. Was man bei schwächeren Vergrößerungen (z. B. Abb. 10, 13, 14, 15) als Fortsetzung der Myofibrillen sieht, läßt sich daher bei stärkerer Vergrößerung nicht immer dahin deuten, daß bestimmte Myofibrillen gerade zu diesen abgebildeten Sehnenfibrillen gehören.

Diese Schwierigkeiten werden jedoch zum größten Teil behoben, wenn man die Untersuchung mit dem Binokular vornimmt. Die Befunde die hierbei gewonnen werden, geben so viel überraschend neue Einblicke, daß meines Erachtens umfassende

Untersuchungen nötig sind, um das hier Feststellbare wissenschaftlich einzuordnen.

Die Zuordnung je einer Inofibrille zu einer Myofibrille und deren unmittelbarer Zusammenhang kann hiernach in vielen Fällen sichtbar gemacht werden, in denen es bisher unmöglich war. Im einzelnen ergeben sich jedoch recht verschiedene Formen dieses Überganges, so daß ich nicht glaube, daß es »den« stets gesuchten (oder geleugneten) Muskelfibrillen-Sehnenfibrillen-Übergang gibt, sondern mehrere Formen desselben je nach dem Alter der Fasern und nach ihrer Form.

Besonders glaube ich, daß die Beschaffenheit des Sarcolemms am Ende der Fasern verschiedene Typen besitzt, deren Ausbildung vom Alter der Muskelfasern, ihrer Einordnung in das Bindegewebe und ihrer Leistung abhängen dürfte.

Es gibt ganz bestimmt Fälle von kontinuierlichem Übergang ohne vorhandenes Sarcolemm. Die einzelnen Myofibrillen strahlen parallel oder divergierend ins Bindegewebe aus und nehmen kollagenen Charakter an. Dies fand ich an den Inscriptiones tendineae des M. rectus eines metamorphosierenden Fröschchens, an einem Flächenpräparat des M. transversus abd. eines erwachsenen Tritons und an den obengenannten Präparaten der 12 mm langen Salamanderlarve. Hier, besonders an den in die Palmar- und Fingeraponeurose einstrahlenden Muskelfasern hört der Begriff »Muskelfaser« überhaupt auf zu gelten. Die proximal noch vorhandenen Fasern splittern sich in Myofibrillen auf; aus diesen bilden sich Myofibrillennetze mit eingelagerten Kernen, oder jede Fibrille bleibt einzeln und läßt sich in eine leuchtende Sehnenfibrille der Aponeurose verfolgen — ein bisher für Skelettmuskeln nicht bekanntgewordener Befund (vgl. aber S. 47, Anm.). Ähnliches fand ich an mehreren Muskeln eines menschlichen Embryos vom 5. Monat[1] (M. digastricus, Mm. palmaris longus, flexor carpi radialis, lumbricalis und flexor digitorum prfd.).

Es gibt alsdann Fälle, in denen sich das feinmaschige (s. unten) Sarcolemm auf den Faserkegel umschlägt (also der Hippocampusfall, vgl. auch Abb. 11) und innerhalb dieser Faserkappe die stark leuchtenden Myofibrillen in die zarten, silberweißen Sehnenfibrillen übergehen. Dies fand ich bei einzelnen Muskelfasern des M. transversus abdominis erwachsener Salamander und an Kiemenbogen-

[1] Nach SCHAFFER besitzen menschliche Embryonen bis zum 8. Monat noch kein Sarcolemm.

muskeln von Siredon. Ich kann allerdings nicht mit Sicherheit behaupten, daß alle Myofibrillen in der Weise weiter verlaufen. Die randständigen entziehen sich der einwandfreien Beobachtung und verhalten sich vielleicht so wie die im folgenden, dritten Typus. Hinsichtlich der Ablehnung der Existenz einer Übergangssubstanz stimme ich somit W. J. SCHMIDT bei.

Die eigentlich umstrittenen Fälle sind die des dritten Typus, bei denen das Sarcolemm eine Grenzschicht bildet. Bei binokularer Betrachtung eines Präparates im polarisierten Lichte habe ich diese Grenzschicht nun niemals[1] als Häutchen (d. h. im optischen Durchschnitt bei gewöhnlicher Beleuchtung als »Linie«) gefunden, sondern stets als einen dreidimensionalen Faserfilz, der sich außen mit den Sehnenfibrillen, innen mit hell aufleuchtenden, bei Anwendung des Glimmerplättchens hell bleibenden, nicht quergestreiften, dünner als die Myofibrillen sich verhaltenden Fäserchen, je einem auf eine Myofibrille, in Verbindung setzte. Die Querstreifung schloß regelmäßig mit einer anisotropen Scheibe ab. Dieser Fasertilz umgibt das Ende der Muskelfaser meist ganz, oft aber auch nicht vollständig; er liegt dann am Rande der Faser mehr distal, so daß die kollagenen Fibrillen innerhalb der Faser länger werden. In jedem Falle kommen aber Fibrillen vor, die sich durch das Filzwerk hindurchwinden und weiter distal in ein ähnliches Filzwerk eintauchen oder auch sich zu anderen Bündeln hinzugesellen. Auch da, wo die myogenen Fibrillen in das Filzwerk eingehen, halte ich es für sicher, daß sie innerhalb desselben ihre Selbständigkeit bewahren, obwohl man das nur selten nachweisen kann. Das Perimysium ist stets durch sein strahlendes Weiß zu differenzieren. Myogene und Perimysiumfibrillen vermischen sich zwar, lassen sich aber deutlich voneinander sondern. Schließlich bleiben viertens auch bei dieser, wie ich glaube an Exaktheit nicht zu übertreffenden Untersuchungstechnik einzelne Fälle übrig, bei denen die Querstreifung bis zum Sarcolemm reicht und die Myofibrillen an diesem Netz Anheftung zu finden scheinen. Auf Grund der Befunde beim dritten Typus halte ich es jedoch für wahrscheinlich, daß die Myofibrille auch hier ihre selbständige Fortsetzung findet. Beweisen kann man es in solchen Fällen aber nicht.

Hinsichtlich der Sarcolemmdifferenzierung wären demnach drei Zustände — mit Übergängen dazwischen — festzustellen.

[1] Mit einer Ausnahme; vgl. unten Chimaera.

1. Es fehlt am Ende überhaupt.

2. Es geht als ein aus gestreckten Maschen bestehendes Häutchen neben der Fortsetzung der Myofibrillen und vielleicht einige randständige aufnehmend distalwärts weiter (»Umschlag auf die Fibrillen« der bisherigen Beschreibung).



Abb. 16.
Insertion einiger Muskelsäulchen aus einer Muskelfaser des M. obl. abd. superior (Schenkel *a* von Maurer) am Septum transversum einer erwachsenen Chimaera monstrosa. Schnittdicke 3 μ. Die Übersichtsfigur unten gibt den Umfang der gezeichneten Muskelsäulchen an. Die Zeichnung wurde mit dem Zeichenapparat in angegebener Vergrößerung gezeichnet, die Plastik nach dem Bilde bei binokularer Betrachtung freihändig ergänzt. Färbung nach v. Gieson. Erklärung im Text.

3. Die engmaschige Verflechtung ergreift auch die mittleren, aus der Muskelfaser heranstretenden Sehnenfibrillen. Dies feinmaschige Geflecht überkleidet dann das Faserende und ist zwischen die inneren und äußeren kollagenen Fibrillen eingefügt. Wovon es abhängt, daß einer dieser Zustände ausgebildet wird, müßte durch weitere Untersuchungen entschieden werden (vgl. S. 83).

An den Myosepten von Chimaera läßt sich der kontinuierliche Übergang bestimmt nachweisen. Hier liefert jedes Muskelfibrillenbündel ein Sehnenbündel (Abb. 10), jedes Sehnenbündel biegt in die Längsrichtung des Septums ein. Jede Myofibrille liefert zu diesen Bündelchen eine Einzelfibrille. Diese Einzelfibrillen biegen also ebenfalls, oft bis zu 90°, von der Richtung der Myofibrillen ab (Abb. 16) und lassen sich auf weite Strecken hin verfolgen. Das Sarcolemm erschien mir hier am Flachschnitt (links im Bilde) als ein aus einzelnen Lamellen zusammengesetztes Häutchen, dem ein engmaschiges Geflecht kollagener Fibrillen (rosa gefärbt und doppeltbrechend) aufgelagert war; an axialen Schnitten dagegen (rechts im Bilde) ist es deutlich geflechtartig gebaut. Ein Teil der Myofibrillen mit ihren Fortsetzungen bleibt in der Schnittebene, ein anderer Teil biegt in die Tiefe, ein anderer Teil kommt aus der Tiefe in die Schnittebene. Die Myofibrillen besitzen ein

7 μ langes, nicht mehr quergestreiftes, schmaleres Endstück, das dicht vor der Sehnengrenze rötlichen Ton angenommen hat und deutlich doppeltbrechend ist. Diese kollagenen Endstücke setzen sich an axialen Schnitten (an anderen Muskelfasern, an der hier abgebildeten Faser nicht sichtbar) entweder durch das Netz hindurch fort und lassen sich auf längere Strecken in das Septum verfolgen, oder sie enden in dem Geflecht, aus welchem sich dann die Septumfasern fortsetzen. An dem hier abgebildeten Flachschnitt war deutlich zu sehen, wie diese Fibrillen das häutchenartige Sarcolemm durchsetzen und sich dem kollagenen Septumfasernetz beimengen.

Ich finde keine Angaben im Schrifttum darüber, wie sich die einzelnen Untersucher die feineren Verhältnisse des Sarcolemms am Ende der Muskelfaser vorstellen. PLENK (s. oben S. 37) sagt nur, daß seine Auffassung des Aufbaues des Sarcolemms den Zusammenhang der Muskelfaser mit dem Bindegewebsgeflecht erkläre und mit der SCHULTZEschen Annahme durchaus vereinbar sei. Hierin stimme ich ihm bei. Die Ergebnisse meiner Untersuchung gestatten jedoch nur, auszusagen, daß das terminale Gitterwerk doppeltbrechend ist, also entweder aus kollagenen[1] oder Retikulinfasern bestehen muß (s. oben S. 37).

Von neueren Untersuchungen, mit denen ich meine Resultate vergleichen kann, kommen, abgesehen von denen W. J. SCHMIDTS, nur die von SCHÜLE (1935) und die von NAKADAI (1932) in Betracht. Das von ersterem beschriebene Gitterfasersystem, das vom Sarcolemm aus zwischen die Myofibrillen eintreten und dort frei endigen soll, habe ich nirgends angetroffen.

Meine mit Anwendung des polarisierten Lichtes und Binokular gewonnenen Befunde entsprechen am meisten denen von NAKADAI[2]: »Das Sarcolemm an der durchbohrten Stelle ... liegt ... perlschnurartig zwischen den Fasern. Die aus dem Sarcolemm ausgetretenen Fasern verbinden sich mit den um die Muskelzellen (so!) sich befindenden Gitter- oder Netzfasern. Die Fibrillen können noch miteinander anastomosieren und Plexus bilden.« Nur darin konnte ich bei stereoskopischer Betrachtung mehr sehen, daß sich die »Perlschnur« eben als Teil eines Gitterwerkes erwies.

Solche feinste Plexus sieht man sehr oft an den Enden der Skelettmuskelfasern in Präparaten mit elektiver Bindegewebsfärbung, auch bei Untersuchung in gewöhnlichem Licht.

Ähnlich wie ich für Chimaera hat STUDNITZKA (1920) die Endigung der Myofibrillen an den Septen am Rumpfmuskel von Siredon

[1] Vgl. S. 90.

[2] Der Verfasser hat mir einige seiner Präparate kürzlich demonstriert, an denen ich mich von der Berechtigung seiner Darstellung überzeugen konnte.

beschrieben. Über die Art der Verbindung aber konnte er nur feststellen, daß die Myofibrillen an einer etwas verdichteten Grenzschicht des Septums ansetzen[1]. Häggqvist (1926, S. 618) erblickt in der Tatsache, daß die Hauptmasse der Bindegewebsfibrillen des Septums senkrecht gegen die wirkende Kraft gerichtet ist, einen Beweis dafür, daß die Kraftübertragung nicht vom Ende der Muskelfaser ausgehe. Natürlich bezieht (s. oben S. 24 und Abb. 5) das Septum einen großen Teil seiner Fasern auch aus dem Perimysium, und durch diese Perimysien erfolgt bestimmt auch Kraftübertragung (vgl. S. 31 und 33). Aber die Myofibrillen an ihrem Ende wirken ebenso bestimmt mit. Häggqvist konnte zu seinem Urteil wohl gelangen, weil ihm die bisherigen Vorstellungen von der funktionellen Bedeutung des Septums und der Wirkung der Myomeren vorschwebten. Es ist aber, wie an anderer Stelle ausgeführt, nicht Aufgabe der Muskelfasern und kann es nach der Gesamtstruktur nicht sein, das Septum in der Richtung der Züge der Myomeren zu verlagern: Aufgabe der Myomeren ist es vielmehr, dem Septum eine allseitige Spannung zu verleihen. Diese schon oben entwickelte und begründete Vorstellung wird durch die Befunde an der Muskelsehnengrenze noch besonders gestützt. Denn gerade das Auseinanderbiegen der myogenen Fibrillen nach verschiedenen Richtungen und die Bildung der feinen Geflechte muß, wenn man sich diese Strukturen in der ganzen Masse des Septumbereiches an beiden Grenzflächen vergegenwärtigt, bei der Muskelkontraktion zu einer Versteifung des Bindegewebsgerüstes führen. Die Myofibrillen aller Myomeren arbeiten daher gegen einen großen Widerstand, und die Überwindung dieses Widerstandes (Spannung) ist ihre Hauptaufgabe. Damit wird Häggqvists Einwand gegen die Annahme einer Kraftübertragung auch am Muskelfaserende hinfällig.

III. Abschnitt.

Vergleichende Anatomie der Sehnen und der Muskelinsertionen.

a) Vergleichende Anatomie der Sehnen.

Über den gegenwärtigen Stand unserer Kenntnisse vom Bau der Sehnen berichtet sehr eingehend Häggqvist (1931), so daß ich hier nur einige dort nicht erwähnte Punkte berühren will. Nimmt man in die Diagnose einer »Sehne« außer der Anordnung des Bindegewebes auch den Besitz bestimmt gruppierter »Flügelzellen« (Sehnenkörperchen) auf, so würde man

[1] Vgl. S. 90.

außerhalb der Saugetiere nur wenig echte Sehnen antreffen. Zwar trifft man Zellen an, die durch die Sehnenbündel in kantige Fortsätze gepreßt erscheinen, zumal bei binokularer Betrachtung (Abb. 11), aber Zellen besonderer Art, die durch ihre Lagerung und gelegentliche Einkapselung an Knorpelzellen erinnern, findet man bei Amphibien und Reptilien doch nur an einzelnen Stellen. Auch bei den Saugetieren scheint dieser Besitz an Flügelzellen keineswegs allgemein zu sein. SCHAFFER (1933, S. 101) erklärt diesbezüglich, daß die gröberen Sehnen des Menschen keine so regelmäßigen Zellanordnungen zeigen wie etwa die Rattenschwanzsehne und daß oft lange Strecken recht zellarm seien. Bekanntlich gilt das Sehnenregenerat nur physiologisch, nicht mikroskopisch-anatomisch als vollwertiger Ersatz der echten Sehne (RISSMANN 1933, wie auch in der einschlägigen älteren Literatur). Ich bezeichne alle mit quergestreiften Muskeln zusammenhängenden, annähernd parallelfaserigen Bindegewebsdifferenzierungen als »Sehnen« und glaube, daß die typischen Sehnenzellen aus dem phylogenetisch erst spät angelegten Endstück der Sehnen stammen (s. unten).

Die Sehnenfasern liegen im Anfang des Verlaufes in der Richtung der Muskelfasern (EISLER 1912), doch setzen sich auch die Fasern des Perimysiums in Sehnenfasern fort, jedoch nicht die Verschiebemembranen, die sich ins Peri- und Endotenonium fortsetzen (FENEIS 1935). Zwischen der Zahl der Sehnenfasern und Zahl der Muskelfasern besteht keine Übereinstimmung (R. FICK 1911); O. SCHULTZE (1911) hält Verschmelzung der aus den Myofibrillen stammenden Inofibrillen zu gröberen Fibrillen für möglich. Dem intratendinösen Bindegewebe kommt zweifellos eine große Bedeutung für die Zugfestigkeit der Sehnen zu (CRONKITE 1935/36), die dieser Autor erheblich viel größer fand, als man bis dahin (TRIEPEL, s. auch bei HÄGGQVIST 1931) angenommen hatte. Wie die Physiologie des Muskels durch die Berücksichtigung der inneren Verschiebungen im Muskelbindegewebe (LINDHARD 1932) eine ganz neue Fassung gewonnen hat, so wird das möglicherweise auch für die Sehne der Fall sein. Mit einer Verschieblichkeit der Sehnenbündel gegeneinander mittels des Endotenonium rechnet NAUCK (1931) in den Fällen, in denen sich nur ein Teil der Sehnenbündel streckt.

Aus meinen eigenen Befunden habe ich vor allem hervorzuheben, daß ein wirklich paralleler Verlauf der Sehnenfasern eigentlich nie zu beobachten ist.

Schon KÖLLIKER (1889) hat die eigentlich spitzwinklig gekreuzte Anordnung der Sehnenbündel hervorgehoben. WEISS und ROUVIÈRE (1914—18) betonen das ausdrücklich. Wie schon EISLER (1912), bezweifeln sie sogar, daß alle Sehnenfasern, wie man sich das wohl vorstellt, von einem Ende bis zum anderen durchlaufen; ROUX (nach EISLER) hatte bereits Teilung der Sehnenfasern der Länge nach und netzförmige Vereinigung mit benachbarten Fasern neben durchlaufenden Fasern beschrieben, und EISLER (1912, S. 25) hält es sogar für möglich, daß die Sehne, wie der Muskel, aus verschiedenen Faserlängen zusammengesetzt sei. Nach SCHAFFER (1933, S. 99) sind die Sehnenfibrillen unvollständig durch Längsspalten getrennt, doch niemals ist die Spalte in der ganzen Länge der Sehne zu verfolgen.

Dies sind alles Momente, die die »Sehne« dem »Muskel« mor-

phologisch näherstellen würden. Die spitzwinklige Durchkreuzung der Bündel (nicht Anastomosenbildung) ist aber bei fast allen meinen Präparaten zu sehen. Auffällig groß fand ich diesen Winkel in der Endsehne des M. deltoides scapularis eines erwachsenen Tejus. Im M. extensor ilio-tibialis eines Alligators handelt es sich sogar um ein sehr engmaschiges Netz breiter, sich aneinander lagernder und wieder trennender Faserbündel (Abb. 15) [dem auch (s. S. 54) ein Netz anastomosierender Muskelfasern entsprach].

Spiraligen Bau von Sehnen habe ich ebenfalls nicht selten gesehen: am schönsten fand ich ihn in der Ursprungs- und Endsehne des M. anconaeus longus des Salamanders.

Diese zuerst von Parsons (1894: zit. nach Häggqvist 1931) später von Alezais (1899) und Weiss und Rouvière (1914—18) beschriebene Erscheinung wird von Nauck hinsichtlich der Mechanik der Sehne für geringer angeschlagen, als die von ihm beschriebene Wellung der Sehnenbündel, auf deren Streckung er 3.4% der von Triepel für die Verlängerung der Sehnen angegebenen 4% zurückführt.

Ich möchte diese Bedeutung der Wellung, die sich am lebenden, aber auch am toten Material findet und auch im Feinbau der Sehnen beobachtet wird (Heringa und Minaert 1926), doch noch nicht für gesichert halten und im Gegenteil eher der Steilstellung der Fasern bei spitzwinkliger Durchkreuzung und bei spiraliger Anordnung der Bündel die Hauptrolle bei der Verlängerung der Sehne zuschreiben, denn die Wellung könnte auf Zusammensinken der Spiralen oder Verschiebung der gekreuzten Bündel beruhen. Auch ob sie im Leben und in der Leiche auf gleiche Ursachen zurückzuführen ist, steht noch dahin.

Nach Weiss und Rouvière findet man den spiraligen Verlauf besonders bei kräftigen Muskeln mit langen Sehnen (M. flex. digit. profundus); sie schreiben diesem Verlauf mechanische Bedeutung zu, führen auch die Längsspaltung der Sehnen des M. flex. digit. sublimis auf sie zurück, im Gegensatz zu Alezais, der in der Kreuzung mehr den Ausdruck der stammesgeschichtlichen Entwicklung sieht. Diese Frage ließe sich durch das Studium homologer Sehnen wohl entscheiden; ich konnte darauf jedoch nicht eingehen.

Will man nach der Methode unserer Wissenschaft die Sehnenbildungen vergleichen, so ist ein Überblick über ihr Vorkommen überhaupt erforderlich. Im allgemeinen kann man mit Maurer (1915, S. 397) sagen: »Sehnen treten erst auf in dem Maße, wie die Muskulatur sich in einzelne Muskeln als Organe sondert und diese sich mit dem Skelett in Verbindung setzen.« Aber Einschränkungen sind erforderlich; denn da jeder Muskel nur vermittels

Bindegewebes entspringt und ansetzt, so ist mit dem Muskel zugleich, auch ohne Skelettansatz die Sehne gegeben. So findet man auch am Fischkörper vielfach kurze, sehnige Anheftungen von Muskelbündeln an Myosepten (s. oben S. 30). Auch längere Sehnen kommen bereits auf frühen stammesgeschichtlichen Stadien vor, so die Zungenbeinsehne bei Myxine, die interkostalen Sehnen bei Teleostiern (Maurer 1912), die Sehnenbildungen der Trigeminusmuskulatur bei Knochenganoiden und Teleostiern. Wenn frühere Autoren und ich selbst im I. Abschnitt dieser Abhandlung von »Sehnenentstehung« gesprochen haben, so soll das nur bedeuten, daß eine längere oder kürzere Sehne an solchen Stellen vorhanden ist, an denen sie anderen Formen fehlt. Diese Fälle können zwar für die Erkenntnis der Prinzipien der Sehnenbildung nutzbar gemacht werden, noch nicht aber für eine Vergleichung der Sehnen selbst, aus der man etwas über den Fortschritt in der Ausbildung der Sehnen entnehmen könnte.

Für diese ist es notwendig, von Sehnen homologer Muskeln auszugehen. Über diese liegt ein umfangreiches kasuistisches Material vor, das für die Zwecke der Vergleichung bisher ungenutzt geblieben ist.

Bei Fischen beschränkt sich, wenn wir nur die Extremitäten berücksichtigen, das Vorkommen längerer Sehnen auf die Insertionen der Flossenmuskeln. Bei Urodelen, Reptilien und Säugetieren bestehen deutlich Längenunterschiede der Sehnen. Bei ersteren ist z. B. der M. latissimus dorsi und der M. pectoralis major noch nahezu ganz fleischig; bei Reptilien besitzt ersterer eine Sehne, die der homologen bei Säugetieren schon ähnlich ist. Am Oberarm besitzen die Urodelen nur eine einzige lange Sehne, die des M. coracoradialis proprius (Eisler 1895), die zugleich Ursprungssehne für den M. coracobrachialis longus ist und in der Ursprungs- und Endsehne des kurzen Bizepskopfes der Säugetiere wiederkehrt. Der M. anconaeus besitzt nur eine kurze Ursprungs- und eine kurze, breite Ansatzsehne. An Unterarm und Hand sind alle Muskeln nahezu ganz fleischig. Der M. palmaris superficialis ist bis zum Handgelenk fleischig und geht hier in die Palmaraponeurose über. Bei Reptilien sind an den Unterarmmuskeln längere Fingerbeuge- und Strecksehnen entwickelt; die langen, bis zum Unterarm reichenden Sehnen der Fingerbeugen der Säugetiere fehlen jedoch noch ganz. An der hinteren Extremität bestehen bei Urodelen mit Ausnahme der Plantaraponeurose nur kurze Endsehnen, während bei Reptilien zum Teil sehr lange, schlanke Sehnen entwickelt sind. Schon Sutton (1885) war die Kürze der Amphibiensehnen im Vergleich zu denen der Reptilien aufgefallen.

Auf diese Verhältnisse wird in den meisten Arbeiten, die sich mit der Umbildung homologer Muskeln befassen, in deskriptivem Sinne eingegangen, so vor allem in denen Fürbringers, bei Eisler (1895, 1901), ferner Tandler

(1903), Glaesmer (1908, 1910, 1913), Bluntschli (1913), Cords (1921, 1922), Forster (1915, 1916) u. a.

Ich habe selbst die Längendifferenzierung der Achillessehne beim Frosch während der Metamorphose untersucht, von einem Stadium ohne vordere Extremitäten bis zu dem der vollendeten Rückbildung des Schwanzes. Es ergab sich eine meßbare relative Verlängerung der Sehne, und zwar war der M. gastrocnemius proportional dem Längenwachstum des Unterschenkels gewachsen, die Sehne aber proportional dem Längenwachstum von Mittelfuß plus längster Zehe, d. h. ihr Wachstum entsprach der Verlängerung des distalen Hebelarmes.

Dies zunächst für die Extremitäten wohl nicht zu bezweifelnde Längerwerden der Sehnen während der stammesgeschichtlichen Differenzierung mag von mannigfachen, erst noch zu ermittelnden Einflüssen beherrscht werden; einer von ihnen scheint aber vorherrschend zu sein, da Muskel- und Sehnenlänge durch die Verkürzungsmöglichkeit am Gelenksystem reguliert werden. Bei Urodelen sind die distalen Extremitätenjunkturen Synarthrosen und Periarthrosen mit bis zu 6° Freiheit; diese Extremitätenabschnitte sind sehr biegsam, flossenartig. Erst bei Reptilien sind auch hier Diarthrosen, differenzierte Gelenkflächen, Hemmungsbänder vorhanden, d. h. präzisere, aber eingeschränkte Bewegungen gegeben.

Wenn man beachtet, wie wunderbar exakt meine Feststellung für die Achillessehne der Kaulquappe dem Ergebnis des bekannten Mareyschen Experimentes (Verkürzung des Calcaneus beim Kaninchen; vgl. bei Roux, 1895, S. 626) entspricht, so wird man kein Bedenken tragen, die phylogenetische Verlängerung der Sehnen zum Teil mit der Differenzierung des Gelenksystems in Zusammenhang zu bringen und hier diejenigen Vorgänge in physiologischem Zusammenwirken zu vermuten, die wir aus der Pathologie des Muskelsystems bei Bewegungsbeschränkungen kennen (Roux 1895, S. 577ff., R. Fick 1925, und die dort zitierte neuere Literatur).

Für das phylogenetische Geschehen ist auch zu berücksichtigen, daß das ganze Verhältnis umgekehrt beurteilt werden könnte: Primäres Kürzerwerden des Muskels mit nachfolgender Beschränkung der Bewegung und Änderung der Gelenkform. Roux (l. c., S. 603 604) führt für den M. pronator quadratus des Menschen einige nicht anders erklärbare Beispiele an.

Sicher scheint jedoch, und darin stimmen die genannten Forscher überein, daß bei der Regulation der größten Länge der Fleischfasern die Verlängerung der Sehnen durch Untergang der Muskelelemente erfolgt. Dabei kann (Eisler 1912, S. 89) unter Schwund des Sarcolemms und der Myofibrillen allein das Perimysium durch den Muskelzug sehniges Gefüge erhalten, oder bei gegebener Kontinuität der Myo- und Inofibrillen aus jenen unmittelbar die Verlängerung der Sehnenfibrille entstehen. Wahrscheinlich ist beides zugleich der Fall.

Ob die phylogenetische Verlängerung der Sehnen auf Orthogenesis und koordinierter Vererbung von Muskel- und Sehnenlänge einerseits, Gelenkform andererseits beruht, oder ob eine indifferente, vererbte Anlage bei Beginn der funktionalen Embryonalperiode erst in jedem Falle endgültig reguliert wird, muß so lange ungewiß bleiben, bis die Ontogenese einiger Sehnen unter Berücksichtigung der Proportionen, der Muskelquerschnitte, der Muskelfaserlängen und der Gelenkbildung untersucht sein wird.

Was bisher über die Ontogenese der Sehnen bekannt geworden ist, reicht nicht sehr weit. Im Anschluß an Kölliker führt Eisler (1912) das Wachstum der Sehnen auf Neubildung von Fibrillen zwischen den alten zurück (vgl. hierzu S. 21/22). Eisler (1901) findet, daß die Sternalissehne in ihren mannigfachen Formen aus dem sehnigen Ursprung des M. pectoralis major unter Beteiligung des Bindegewebes differenziert wird. Er schreibt (1912) der Sehne sowohl Selbstdifferenzierung zu (Anlage der Sehnen vor Anlage des Muskels) als auch abhängige Differenzierung, induziert durch die Muskelfaser, auch schon vor Existenz der Nerven. Der Reiz der Kontraktion sei jede Pulswelle, die zu minimaler Verkürzung führe. Diese wirke richtend auf das indifferente Bindegewebe; jede »beliebig orientierte Muskelfaser bildet sich ihre Sehne selbst«. Die Sehnenbildung setzt sich longitudinal zum Muskel so weit fort, wie der Reiz wirkt. An Hindernissen endet die Sehne (Knochen), ohne Hindernisse setzt sie sich bis zur Haut oder Faszie fort. Dies kann jedoch, wie wir sehen werden, nur für die vererbte ontogenetische, nicht phylogenetische Entwicklung gelten (S. 69).

Kaneko (1904) hatte durch experimentelle Eingriffe den Zellen des Granulationsgewebes bestimmte Orientierung geben und somit beliebig gerichtete Sehnenzüge züchten können. Eisler (1921) erwähnt »die bekannte Eigentümlichkeit neu sich bildender Sehnenbündel«, sich an vorhandene anzuschließen und ihnen entlang zu wachsen. Experimentell hat Rissmann (1933) gezeigt, daß im Regenerat die Ersatzsehne ähnlichen Reizen folgt. Die Innenfläche des durch die Zerstörung der Sehne gebotenen Raumes führt das Blastem des Regenerates bis zur Vollendung der Brücke. Dann erst wirkt die Muskelkraft richtend.

b) Vergleichende Anatomie der Muskelinsertionen.

Die Sehne besitzt auch ein dem Skelett zugewendetes Ende. Es muß also bei der Frage nach der Phylogenese der Sehnen

auch die nach der Entstehung der Skelettbefestigung in Angriff genommen werden. Die erste Anlage und eine erhebliche Wegstrecke der stammesgeschichtlichen Differenzierung vollzieht das Muskelsystem ohne jede unmittelbare Beziehung zum Skelett. Später ist eine solche vorhanden. Mit der Auflösung des primären Bindegewebsgerüstes sind diese Beziehungen insoweit gegeben, d. h. in ihrer Entstehung verständlich, wie Skeletteile innerhalb der Septen bereits bestehen, wie das für die Wirbel, Dornfortsätze, Basalfortsätze und Rippen der Fall ist. Darüber hinaus ist aber über den Vorgang, durch den die Verbindung zwischen »aktivem« und »passivem« Bewegungssystem entsteht, zwar einiges bekannt (s. unten), die Frage ist aber nie planmäßig untersucht worden, obschon sie in den Vordergrund hätte treten müssen, seitdem man beide Systeme zu einem Bewegungsapparat vereinigt hat.

Was bisher tatsächlich bekannt geworden ist, spricht nicht für eine innigere Abhängigkeit der beiden Systeme voneinander. Drüner hat (1904) die Umbildung der Viszeralmuskulatur im Zusammenhang mit der der Viszeralbögen bei Urodelenlarven untersucht. Mit dem Schwund von Skeletteilen gehen auch Muskeln zugrunde; andere bewahren unter Änderung der Form und Verlagerung ihre Ursprünge und Ansätze; neue Muskeln entstehen durch Zusammenschluß larvaler Muskeln, wenn deren Skeletteile schwinden. Ich habe dies alles kürzlich selbst an Salamanderlarven nachuntersucht. Dabei habe ich gefunden, daß gelegentlich die zum Untergang bestimmten Mm. subkeratobranchiales noch erhalten waren, obwohl das Viszeralskelett schon umgebildet war; sie endeten im Bindegewebe (vgl. unten bei Dobson).

H. Müller hat (1920) die Umbildung der dorsalen Rumpfmuskulatur bei der Metamorphose des Frosches untersucht. Hier geht, wenn die Fischgestalt der Larve der breiten Gestalt des Frosches weicht, die gesamte Umbildung als Einfügung der Muskeln in die neue Gestalt und den neuen Raum und als Einlagerung in gegebene Züge geformten Bindegewebes, die bereits Beziehungen zum Skelett besitzen, vor sich. Die gesamte interligamentäre Larvenmuskulatur geht insofern zugrunde, als sie sich in junge Fasern umbildet und die alten durch Sarcolyse abgebaut werden (vgl. auch Schaffer 1933, S. 204). Die neu entstandenen tiefen Muskeln (Mm. interspinales, interarcuales) sind fertig, ehe die Querfortsätze differenziert sind. Sie gewinnen durch das Bindegewebe, in dem sie liegen, Ansatz an die in eben diesem Gewebe entstehenden Querfortsätze. Andererseits entstehen die Mm. intertransversarii erst später im vorhandenen, intertransversalen Bindegewebe (»in der Sehne der Querfortsätze«, S. 220) und füllen den Raum zwischen je zwei Querfortsätzen aus« (S. 238).

Mijsberg (1926) stellt fest, daß noch bei den Amphibien die Ausbreitung des Myotoms nach dorsal-median von der Ausbildung des Achsenskeletts unabhängig ist. Die dorsale Stammesmuskulatur erstreckt sich bereits bis zur dorsalen Mittellinie, wenn die Verknorpelung der Bogenhälften noch kaum begonnen hat. Erst bei den Amnioten halten beide Vorgänge miteinander

Schritt. Die Spaltung der Dornfortsätze in der Zervikalgegend führt MIJSBERG im Gegensatz zu naheliegenden anderen Auffassungen nicht auf Muskelinsertionen zurück, sondern gerade auf die Unabhängigkeit der Entwicklung beider Systeme voneinander. Die Spaltung ist Ausdruck der primitiven Paarigkeit, demnach eine Hemmungsbildung (progressiver Typus der Fetalisation). Schon im Jahre 1885 hat DOBSON sich gegen die Allgemeingültigkeit eines »Axioms von dem innigen Zusammenhang zwischen Muskeln und Skelett« gewendet. »Es gibt nicht nur sehr wesentliche Form- und Lageveränderungen an Muskeln in voller Unabhängigkeit vom Skelett, an dem sie befestigt sind, es gibt auch Muskeln, die dem Skelett gegenüber beständig bleiben.« Er führt zahlreiche Beispiele dafür an. Nach WEIDENREICH (1922) ist möglicherweise die Knorpelbildung, aber bestimmt nicht die Knochenbildung kausalgenetisch an den Muskel gebunden; die Muskulatur modelliert nur die schon vorhandene Knochenmasse. Sehr eigentümlich wird aber diese Modellierung, die immerhin doch noch eine Art Einfluß einschließt, durch die neuen Erfahrungen von SCHABADASCH (1935) beleuchtet, der mit einer sehr sorgfältigen Methodik das Unerwartete zeigt, daß an menschlichen Röhrenknochen gerade und genau da, wo Muskeln inserieren, weitgehender Untergang von Knochengewebe (Lakunenbildung) stattfindet.

Soweit die Literatur über die Entstehung des Zusammenhanges. Experimentelles (BRAUS 1904) weist ebenfalls eine erhebliche Selbständigkeit beider Systeme nach. Auf die das mikroskopisch-anatomische Verhältnis der Muskelinsertionen am knöchernen Skelett betreffende Literatur gehe ich hier nicht ein. KÖLLIKER gibt schon in den älteren Auflagen seines Handbuches nahezu erschöpfende Schilderungen: von Spezialarbeiten neuerer Zeit muß ich auf EISLER (1912, 1921), WEIDENREICH (1922), LAUX (1930) und DOLGO-SABUROFF (1929, 1930, 1935)[1] verweisen. Letzterer beschreibt auch Fälle sehnenloser Insertion, bei denen sich die Muskelfaser in Fortsätze spaltet und jeder Fortsatz sich ohne Sarcolemm in das Periost einsenkt (s. oben S. 48). Eine Übersicht über die ganze Literatur gibt SCHUBERT (1931). Er unterscheidet mit ihr »mittelbare« Insertionen (am Periost und Perichondrium) und »unmittelbare« (direkt am und im Knorpel und Knochen). Am Knochen ist nach SCHUBERT die mittelbare, am Knorpel die unmittelbare die häufigere. Ich habe bei meinem Material die Knochenbefestigungen zahlreicher Muskeln von Amphibien und Reptilien untersucht und, soweit es sich um »mittelbare« Insertionen handelte, nichts wesentlich Neues beobachtet. In der Regel treten die Sehnenfasern eine nach der anderen in sehr spitzen Winkeln oder tangential an das Periost oder Perichondrium heran und gehen in diesen Membranen auf. Für Insertionen, die senkrecht oder in größeren Winkeln auf den Skeletteil auftreffen, fand ich jedoch auch Abweichendes, das ich erst im Anschluß an die Wiedergabe besonderer Befunde heranziehen will.

SCHUBERT (1931) hat die Insertion der Muskeln am Flossenskelett der Selachier zum Gegenstand seiner Untersuchungen gemacht. Auf das Knorpelskelett muß man meines Erachtens auch zurückgreifen, da hinsichtlich des Knochens primitive Zustände schwerer aufzufinden sind. Durch HOLMGRENS

[1] GEORG MOLLIER, Morph. Jahrb. 1937, Bd. 79, S. 161 ff. — Nachtrag bei der Korrektur. 2. V. 1937.

und STENSIÖS Untersuchungen (1935) ist zur Gewißheit erhoben, daß das knöcherne Skelett der rezenten Fische im Vergleich zu dem der ältesten Cranioten erheblich zurückgebildet, zum ja Teil (Selachier) gänzlich geschwunden ist.

SCHUBERT unterscheidet auch hier Sehnen, die schräg, und solche, die senkrecht auftreffen. Die schräg gegen den Knorpel ziehenden strahlen in das längsgefaserte Perichondrium ein und setzen sich in die Eigenfaserung des Knorpels fort; von den einstrahlenden Fasern gehen rechtwinklig und spitzwinklig »Ankerfasern« ab. Die perichondrale Randschicht des Knorpels mit ihren Kalkplatten ist eine zugfeste Einheit, die in den schrägen Fasersystemen der Innenteile des Knorpels verankert ist. Bei senkrecht auf den Knorpel treffenden Sehnen hat SCHUBERT niemals einstrahlende Verankerungen, auch keine Beziehungen zum hier dünnen und scharf gegen den Muskel abgegrenzten Perichondrium gefunden. Er glaubt daher, daß solche Sehnen zwar in den Knorpel eindringen, aber hyalinisiert werden. Beim Ansatz eines gefiederten Muskels an einer Knorpelleiste treten alle Sehnenfasern in Randfasern des Perichondriums bis zu den Kalkplatten. Die Leiste bleibt von einstrahlenden Fasern frei.

Der schräge Ansatz mit seinen Beziehungen zum Perichondrium findet sich auch bei Amphibien und Reptilien verbreitet (s. unten). Diese Art der Befestigung steht bei Selachiern in Zusammenhang mit dem von mir zuerst (1927) beschriebenen Rand des Perichondriums und seinen Beziehungen zu den Kalkplatten und den inneren Knorpelfasern. Auch die Beziehungen zu den Muskelfasern habe ich damals bereits in ähnlicher Weise geschildert. SCHUBERTS Untersuchungen bringen also in dieser Hinsicht nicht durchweg Neues. Seine Beurteilung der Knorpelfaserungen halte ich nicht durchweg für zutreffend, worauf ich hier nicht mehr eingehen möchte. Hinsichtlich der bei Selachiern von SCHUBERT vermißten einstrahlenden Sehnen bei senkrechtem Auftreffen möchte ich an meine älteren Untersuchungen (1910) erinnern, wo ich solche beschrieben habe.

Mein Bestreben ging nun dahin, Insertionen zu untersuchen, die an sich sehr locker sind, in der Erwartung, hier einfachere Verhältnisse anzutreffen. Muskeln, bei denen das der Fall ist, sind die Kiemenbogenmuskeln von Perennibranchiern, Triton- und Salamanderlarven. Man vermag hier die Muskeln und ihre Insertionsstellen mit der Pinzette unter leichtem Zuge abzuheben und den nackten, bläulichen Knorpel freizulegen. Solche Insertionen habe ich beim Axolotl und bei Siredon im natürlichen Zusammenhange mit dem Knorpel auf Schnitten untersucht.

Ein M. subkeratobranchialis des Axolotls ist mit seinen Fasern teilweise senkrecht gegen das Keratobranchiale gerichtet. Er tritt jedoch in ein sehr breites, kegelförmig gestaltetes, dem Perichondrium aufsitzendes Fasernetz ein, das die in verschiedenen Richtungen auseinanderstrebenden Muskelfasern aufnimmt. Ich will diese Bildung das Insertionspolster nennen.

Die Insertion eines gleichen Muskels am Keratobranchiale III von Siredon wurde bereits oben (Abb. 11) als Beispiel für die Spaltung von Muskelfasern und verschieden gerichteten Verlauf der Myofibrillen geschildert. Obwohl der Muskel im ganzen betrachtet hier schräg gegen den Knorpel hinzieht, setzen sich seine Fasern nicht gleichlaufend in das Perichondrium fort, sondern gelangen auch hier zu einem Insertionspolster. In das Netz dieses Polsters treten nicht nur geschlossene Muskelfasern, sondern Myofibrillenbündelchen, ja einzelne Myofibrillen ein, die, wie beschrieben, in der Richtung der Inofibrillen liegen. Aus diesem Netz, in das die Myofibrillen eingehen, differenzieren sich zunächst Fibrillenzüge, die also die kontraktilen Elemente verschiedener Muskelfasern nebst Perimysiumzügen aufgenommen haben. Erst aus diesen Zügen gehen dann unter neuer Verflechtung diejenigen Bindegewebsbündel hervor, die der bisherigen Anschauung entsprechend in parallelem Verlauf in das Perichondrium eingehen (Abb. 14).

Durch die Eislersche Annahme, daß die Muskelfaser den Reiz für die Ausbildung der Lage ihrer Sehnenfasern liefere und die Sehnenfibrillen geradlinig in der Richtung der Muskelfaser bis zur Insertion wachsen, ist dieser Befund, wie auch der vorige, in keiner Weise zu erklären. Denn welcher Faktor sollte die Inofibrillen in diesen Verlauf drängen? Zur Erklärung dieses Verhaltens gibt es unter Ausschluß aller anderer Annahmen nur die eine[1]: daß ein vorhandenes Bindegewebsfasernetz die Richtung und Anordnung der Myofibrillen bestimmt oder, was dasselbe ist: Myofibrillen und Inofibrillen sind verschieden differenzierte Strecken eines einheitlichen Netzes.

Ein gleicher Muskel am Keratobranchiale I zeigte ein grundsätzlich ähnliches, aber in Einzelheiten abweichendes Verhalten. Die Muskelfasern enden in verschieden weitem Abstand vom Knorpel, so daß die kürzeren längere Bindegewebszüge entwickeln (vgl. S. 45). Diese Züge stammen teils von den Enden der Muskelfasern, teils aus dem Perimysium. Kein einziges Bindegewebs-

[1] Das gleiche gilt für die von G. Mollier beschriebenen Strukturen; denn schwerlich wird sich jemand vorstellen, daß diese fächerförmige Sehnenausbreitung in dieser Vollkommenheit erst erschaffen worden ist, um schädliche Winkel des Sehnenansatzes zu vermeiden. Nachtrag bei der Korrektur. 2. V. 1937.

bündel aber begibt sich gestreckt unmittelbar zum Knorpel. Jedes biegt sich vielmehr, in einiger Entfernung vom Knorpel angelangt, mit seinen Fasern arkadenförmig auseinander. Erst aus diesen Arkaden setzen sich scheinbar parallel verlaufende, in Wirklichkeit aber unter sehr spitzen Winkeln gekreuzte Faserzüge zusammen, die das Perichondrium aufbauen. Auch hier also ist nicht das einzelne Sehnenfaserbündel mit der Fortleitung des Zuges auf den Kiemenbogen betraut; seine Gesamtrichtung von der Muskelfaser bis zum Perichondrium ist genau so »erwartungswidrig« (paradox) wie die der Fasern in den Myosepten der Selachier. Nur die Gesamtheit der Fasern des Insertionspolsters überträgt den Zug, wobei ein Gleiten der Fasern und eine Änderung der Arkadenwinkel anzunehmen sein dürfte. Für die Beurteilung der Faserrichtung von Muskel- und Sehnenfasern gilt das gleiche wie in den vorigen Fällen.

Der M. levator arcus branchialis II zeigte das nämliche Verhalten. Zwischen den verschieden nahe an den Kiemenbogen tretenden Muskelfasern und dem Knorpel liegt ein verwickelt aufgebautes Fasernetz, in das hier sehr deutlich die Perimysien eingehen. Die von dem Ende der Muskelfasern ausgehenden Sehnenfasern strahlen in das Netz ein.

Besonders merkwürdig verhält sich die Insertion eines M. levator arcus branchialis I am Keratobranchiale (Abb. 17). Auch hier schiebt sich zwischen Muskel und Kiemenbogen ein netziges Bindegewebspolster ein. Aber nur ein Teil seiner Fasern verhält sich wie in den bisherigen Fällen. Ein anderer Teil von Bindegewebszügen hebt sich mit mehr selbständigem Verlaufe heraus und tritt gestreckt, weniger schief, zum Teil auch senkrecht, gegen das Perichondrium, wo sich dann im feineren Verhalten wieder die Arkadenbildung findet. Wenn auch hier nur das Polster im ganzen zur Zugübertragung beansprucht wird, so möchte ich doch in der stärkeren Differenzierung einiger Faserzüge die Anbahnung eines höheren Zustandes erblicken.

Bemerkenswert für die Theorie der Muskelinsertionen ist dann folgendes. An jeder einzelnen der abgebildeten Muskelfasern entwickeln sich entweder aus ihr oder aus dem sie umhüllenden Perimysium auch Fasern, die bogenförmig gegen das Bindegewebe der Pharynxwand ausstrahlen. Beziehungen homologer Muskeln (des sog. M. dorsopharyngeus = M. $c_{3,4,5}$ (d + v) sind beim erwachsenen Salamander und Triton auspräparierbar. Das vorliegende Präparat zeigt, wie solche zustande kommen. Diese Insertionen,

gleichsam ein primitiver M. constrictor pharyngis, entstehen nicht, sondern sind da, insofern das Bindegewebsnetz an sich bereits auch die nahe Pharynxwand umhüllt. Es bedarf nur der Einlagerung von Muskelfasern in dies Netz, um Beziehungen



Abb. 17.

Insertion des M. levator arcus branchialis I am Keratobranchiale I und an der Pharynxwand. Schnittdicke 8 μ. Färbung Hämatoxylin-Eosin. Erklärung im Text. Zu beachten die an der oberen Kante des Knorpels innerhalb der Bindegewebsarkaden liegenden Nester von Knorpelzellen und die rechts im Bilde gelegenen Arkaden, die sich spitzwinklig gegen die Sehnenfasern empor erstrecken. Eine Anzahl von Blutgefäßquerschnitten. Der helle Fleck links im Bilde entspricht einem nicht getroffenen Blutgefäßquerschnitt.

zwischen ihnen und allen an dies Netz angeschlossenen Organen herzustellen.

Eine **Reaktion** des **Knorpels** gegenüber dem von dem Insertionspolster ausgeübten Reiz, wie ich sie in älteren Arbeiten (1908) vermutet hatte und wie sie auch MAURER (1915) für wahrscheinlich gehalten hat, war an den bisherigen Präparaten nicht in Erscheinung getreten. Hier, an diesem Präparat ist sie vorhanden, wie die in die Arkaden eingelagerten Nester von Knorpelzellen beweisen.

Noch schöner war dies an anderen Muskelinsertionen, so z. B. an der des M. abd. mandib. posterior von Siredon am MECKELschen

Knorpel zu beobachten (Abb. 18). Die Muskelfasern enden hier auffällig weit vom Knorpel entfernt: auch hier schiebt sich ein Fasernetz zwischen Muskel und Knorpel ein. Es herrschen aber Sehnenzüge vor, die senkrecht gegen den Knorpel gerichtet sind. Diese Züge befestigen sich an deutlichen Knorpelkegeln, die zum Teil eine verhältnismäßig nicht unbeträchtliche Höhe erreichen. Damit ist ein lange gesuchtes und entscheidend wichtiges Stadium festgestellt.

Daß es zur Bildung dieser Knorpelkegel kommen kann, ist an sich wohl verständlich, sobald man annimmt,

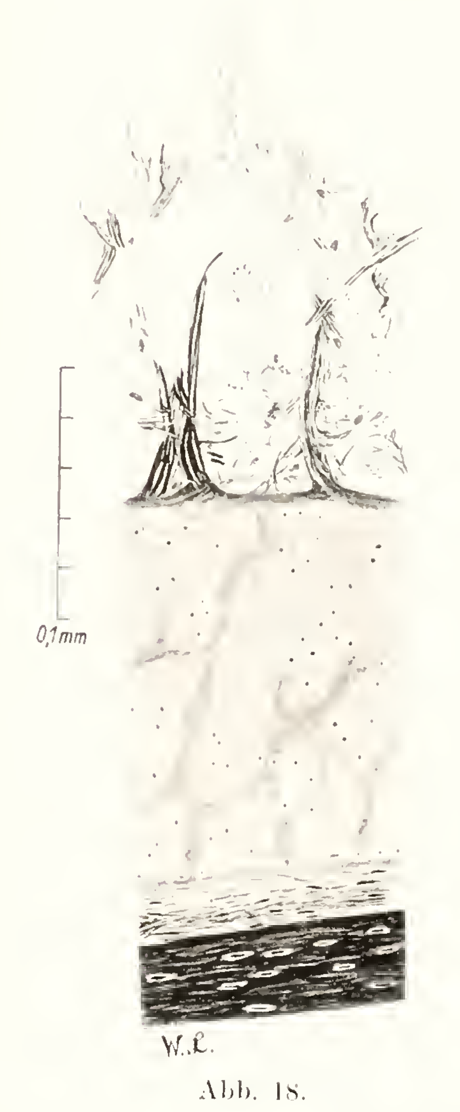


Abb. 18.



Abb. 19.

Abb. 18. Insertion einiger Muskelfasern des M. adductor mandibulae posterior des erwachsenen Siredon am Meckelschen Knorpel. Schnittdicke 12 μ. Färbung Azan. Unten im Bilde Schnitt des Os dentale. Beschreibung im Text.

Abb. 19. Einige Muskelfasern aus einem Segment der dorsalen Rumpfmuskulatur eines erwachsenen Proteus. Schnittdicke 6 μ, Färbung nach v. Gieson. Unten im Bilde die Gegend der Befestigung am Processus articularis, der nicht gezeichnet ist. »Fettsehne« (Einlagerung von Fettzellen in das parallelfasrige Bindegewebe). Oberhalb der obersten Fettzelle sind die Anschnitte von zwei Muskelfasern sichtbar.

daß Spreizung der Maschen mit ihrem Zusammenfall wechselt und daß gerade der gegen den Knorpel gerichtete Zug die flach liegenden Maschen steil stellt und erweitert. Es ist bekannt (Benninghof 1925), daß diese Anordnung und gerade der Wechsel in der Beanspruchung des Bindegewebes,

zumal wenn es mit dem Perichondrium zusammenhängt, die Hyalinisierung der Maschen begünstigt, ja erfordert.

Wir gelangen demnach hinsichtlich der Sehne dazu, an ihr mit MAURER (1915) drei Abschnitte zu unterscheiden. Der proximale Abschnitt ist ganz sicher ein Differenzierungsprodukt des Muskels selbst, das distale Stück ein solches des Knorpels, das mittlere Stück kann aus einem ursprünglichen Insertionspolster hergeleitet werden, dessen Maschen sich strecken und zu annähernd paralleler Anordnung gelangen, aber doch stets mehr oder weniger durchflochten bleiben. Wie weit sich diese drei Strecken ineinanderschieben, wie weit insbesondere die distale Strecke mit ihren den Knorpelzellen verwandten Zellen vorrückt, ob sich die Verlängerung der Sehnen nur auf Kosten des Muskels oder auch unter Beteiligung des distalen Stückes vollzieht, läßt sich zur Zeit nicht sagen. Die gruppenweise gelagerten Sehnenkörperchen, die sogar durch die Lage ihrer Kerne noch ihre Entstehung aus einer Mutterzelle anzeigen (SCHAFFER 1933, S. 101), besonders wenn sie Höfe oder Kapseln besitzen (vgl. meine eingehende Darstellung 1910)[1], sind wir nach meinen jetzigen Befunden berechtigt auf Knorpelzellen zu beziehen. Dies alles gilt nur für Skelettsehnen. Bei der Bildung von Sehnen, die nicht an Skeletteile treten, muß ein jenem distalen entsprechender Anteil fehlen. Auch fehlt der Beweis dafür, daß sich solche Sehnen phylogenetisch verlängern. Wie im ersten Abschnitte gezeigt, bildet sich solche Sehnen überall aus dem Bindegewebe durch parallele Anordnung seiner Fasern. Hierzu scheint jede Art des Bindegewebes befähigt zu sein. Ich habe Gallertgewebe sehnig differenziert gefunden (Insertion des M. coracobranchialis an der Copula des Hyoids vom Axolotl) und auch Fettgewebe in solcher Verwendung, so bei Proteus (Abb. 19), aber auch in Sehnenbündeln des M. rectus abd. und des M. tensor fasciae latae des Menschen. Gallert- und Fettgewebe scheinen hier die mechanische Wirkung zu unterstützen.

c) Zusammenfassendes.

Mit der Entdeckung dieser Insertionspolster ist ein Zustand bekannt geworden, der nach verschiedenen Richtungen Anschlüsse an andere, bisher vereinzelte Zustände gestattet. Damit wird dann auch eine einheitliche Beurteilung der Sehnen und der Insertionen möglich. Erstens vermittelt er die Anknüpfung an die Myosepten, deren Struktur (s. oben) auf demselben Prinzip:

[1] Bau und Entstehung der Wirbeltiergelenke. Jena 1910, Fischer.

Eintritt der Myofibrillen in ein Fasernetz und erwartungswidriger (paradoxer) Verlauf der Inofibrillen beruht. Zweitens vermittelt er den Anschluß an die knorpeligen Differenzierungen in der Sehnenbefestigung. Drittens vermittelt er zwischen einem ganz primitiven Insertionszustand und den bisher bekannten Arten der Insertion. Dies verstehen wir ohne weiteres, wenn wir uns vorstellen, daß sich in einer Reihe von Fällen bei Verbreiterung der Insertionsfläche im Bereiche eines oder mehrerer Muskeln das Polster verbreitert, und daß in anderen Fällen die Längszüge innerhalb des Polsters vorherrschend werden, besonders bei Regulierung der größten Muskelfaserlänge durch Sehnenverlängerung. Das erstere zeigen die Insertionen dort, wo die Muskelfasern dicht an das Perichondrium herantreten. Hier greifen sie an dem netzig differenzierten Perichondrium an, wie ich das (1927) für Mustelus beschrieben habe und SCHUBERT neuerdings für Selachier bestätigt hat. Ich fand ähnliche Zustände aber auch bei Amphibien und Reptilien. So ist das Perichondrium am Coracoidursprung des M. pectoralis beim Axolotl in der Weise netzig um die Muskelenden herumgelegt, daß eine geradlinige Fortsetzung der Myofibrillen ganz unmöglich erscheint. Das Periost der Rippen besitzt bei den untersuchten Reptilien an den Rippenkanten derart gelagerte Polster, daß die Richtung der auf die Kanten auftreffenden Muskelfasern in Bogenzügen des Bindegewebes zu den Rippenflächen abgeleitet werden. Der Ursprung des M. serratus profundus an einer Rippe bei Tejus (vgl. oben S. 45 und Abb. 7) verfügte über ein mächtiges Insertionspolster, in das die langen und kurzen Sehnenfasern sämtlich unter Bildung spitzwinkliger Arkaden eintraten.

Der obenerwähnte Befund von DOLGO-SABUROFF zeigt, daß auch an der Periostbefestigung menschlicher Muskeln ganz primitive Zustände mit paradoxem Faserverlauf vorkommen. Ich habe die Insertion des M. iliofemoralis internus des Alligators untersucht und lange, sich in das schwartige Periost einpflanzende Sehnenbündel gefunden, in dem ihre Fasern auseinander traten. Die einzelnen Züge konnten eine Strecke weit verfolgt werden.

Ich fand allerdings auch Muskeln von sehr einfacher Art der Insertion, so bei dem vom knorpeligen Suprascapulare entspringenden M. deltoides scapularis superior von Tejus. Dieser Muskel liegt dem Knorpel ganz flach auf, und es fügt sich Sehne für Sehne der Knorpeloberfläche parallel aneinander. Die Lage

der Muskelfasern macht hier die Ausbildung eines Polsters unmöglich, obschon auch quere und schräge Verbindungen zwischen den Sehnenbündeln bestanden. Für die Muskeln der höheren Tiere scheint dies der häufigere Befund zu sein; man muß aber vorsichtig bei Schlüssen aus einem einzigen Schnittbild sein. Bei der Verfolgung der Sehne des M. coracoradialis des Salamanders fand sich eine Stelle, wo sie in lockeres periostales Bindegewebe ausstrahlte, das somit den Zug zunächst aufnahm. Erst von diesem Bindegewebspolster aus drangen SHARPEYsche Fasern in den Radius ein.

Die Insertion der Sehnen im Periost der höheren Tiere bedarf erneuter Untersuchungen unter Berücksichtigung dieser Gesichtspunkte[1].

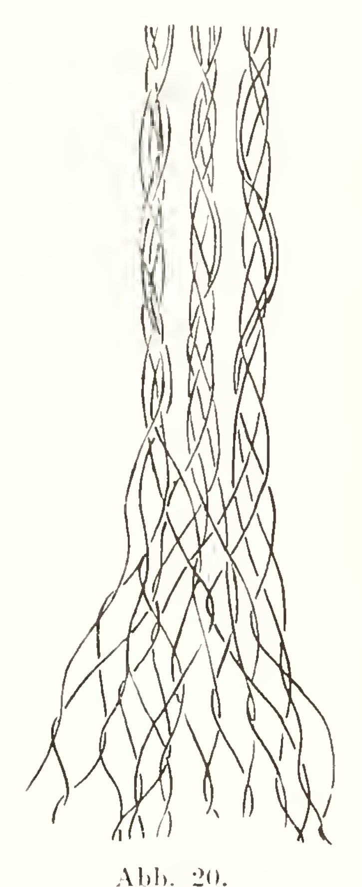


Abb. 20.
Schematische Darstellung des Verlaufes der Sehnenfaserbündel am Übergang einer Sehne in ihren Endfächer. Sehnenzwischengewebe nicht eingezeichnet. (Aus G. Mollier, Morph. Jahrb., Bd. 79, 1937.)

[1] Dies ist anscheinend bereits 1935 (Verh. Anat. Ges.) geschehen, doch veröffentlicht der Verhandlungsbericht den Inhalt des Vortrages nicht. Soeben erst wird eine ausführliche Mitteilung veröffentlicht (GEORG MOLLIER, Beziehungen zwischen Form und Funktion der Sehnen im Muskel-Sehnen-Knochen-System. Morph. Jahrb., Bd. 79, S. 161—199, 1937), deren Inhalt ich daher hier nur anmerkungsweise erwähnen kann, ohne ihn sachgemäß in meiner Darstellung zu verarbeiten. Die Befunde MOLLIERS erweisen das von mir für eine Sehne des Alligators gefundene Verhalten als Regel auch für die Säugetiere (Mensch). Sie bestätigen auch die Schlüsse, zu denen ich gelangt bin. Der Verfasser berichtet, daß die Primärbündel der Sehnen spiraligen Aufbau besitzen, die Sehne im ganzen ein Geflecht bildet, in das die Fasern des Endotenoniums eingehen. Derartig klare Einblicke in die Struktur der Sehnen höherer Formen existierten bis jetzt noch nicht. An die spiralig-längsgerichteten Sehnenbündel schließt sich das Insertionsstück an, das als »Fächer« beschrieben wird, aber natürlich als ein dreidimensionales Netz angesehen werden muß. Diese Anordnung bewirkt, daß die Sehne am Knochenansatz niemals auf Biegung beansprucht wird, vielmehr in jeder Lage ein System des Netzes vorhanden ist, in welchem die Richtung des Muskelzuges auf gleich gerichtete, gespannte Züge des freien und des in seiner Richtung festgelegten Sehnenstückes wirkt. Es ist klar, und die

IV. Abschnitt

Neue Gesichtspunkte für die Beurteilung und Vergleichung der Muskeln.

a) Die Umbildungen im Muskelsystem und die Umwertung des Begriffes der »Muskelfaser«.

Die Geschichte des Muskelsystems zeigt uns Anpassung und Vererbung miteinander in einer Verknüpfung wie bei keinem Organsystem sonst. Denn die Differenzierung führt zu scheinbar unerschöpflicher Mannigfaltigkeit der Formen und immer steigender Zahl der Einzelorgane (Muskeln), während die Vergleichung feststellt, daß der Umbildung nur wenige Elemente zugrunde liegen, die schon bei den Selachiern für Rumpf- und Kopfmuskeln, bei Urodelen für die Extremitäten vollständig gegeben sind. An diesen Urelementen vollziehen sich alle Sonderungen, wie das schon HUMPHRY (1871c) und GADOW (1882) dargestellt haben.

GADOW unterscheidet bei der Differenzierung des Muskelsystems folgende Vorgänge: 1. Zerlegung eines Muskels in eine proximale und distale Masse, 2. die Sonderung eines Muskels in Schichten, 3. die Zerlegung eines Muskels der Länge nach, 4. die Verschmelzung getrennter Muskeln, 5. die Gestaltsveränderung durch Verlagerung von Ursprüngen und Ansätzen, 6. die Rückbildung eines Muskels in ihren verschiedenen Formen und Graden. Die späteren Arbeiten von FÜRBRINGER, MAURER, EISLER, CORDS, GLAESMER u. v. a. haben diese Sonderungen im einzelnen verfolgt.

Der »Muskel« erweist sich demnach als Endorgan eines Nerven als höchst konservatives Organ des Wirbeltierkörpers. Gerade das, was für die Einzelfälle die Mannigfaltigkeit der Bildungen ins Auge fallen läßt, die Ursprünge und Ansätze, scheidet für die Begründung der Homologien aus, was in FÜRBRINGERS Feststellung von der »Omniserenz« des Muskels zum Ausdruck gelangt.

In dem Wechsel der Ursprünge und Ansätze liegt aber dennoch eine Frage vor, die bisher nicht behandelt worden ist. Ihre Lösung würde, wenn sie auch auf die Vergleichung selbst ohne Einfluß ist, deren Ergebnisse doch hinsichtlich der Um-

---

Abbildungen MOLLIERS beweisen es (vor allem Abb. 17b und c), daß hier eine Muskelfaser auf eine Vielheit divergierender Netzfasern einwirkt. Eine Untersuchung der Endigungen der Muskelfasern wird voraussichtlich meine eigenen Befunde bestätigen. Die Abb. 20 entnehme ich der Arbeit G. MOLLIERS, weil sie sich unmittelbar an die obige Abb. 17 anschließt und dasjenige Stadium der Sehnenbildung darstellt, dessen Vorhandensein ich nach meinen Untersuchungen für gesichert halten durfte. — Nachtrag bei der Korrektur. 2. V. 1937.

bildungsvorgange verständlicher machen. Diese Frage lautet: Durch welche histogenetischen Vorgange gelangt der Muskel dazu, seine Befestigungen zu verlegen? Der Versuch einer Klärung dieser Frage soll hier gemacht werden. Den Ausgang soll die Formulierung derjenigen Auffassung bilden, zu der die Ergebnisse der ersten drei Abschnitte unserer Untersuchung geführt haben:

Das Verhältnis der Myofibrillen zu ihrer Mutterzelle ist das gleiche wie das der Inofibrillen zu der ihrigen[1]. Die Myofibrillen sind kontraktil differenzierte Strecken des Inofibrillennetzes. Muskelfasern sind trotz ihrer Häufigkeit und Regelmäßigkeit für den Begriff der quergestreiften Muskulatur nicht unerläßliche Erscheinungsformen. Sie fehlen auf primitiven phylogenetischen Stadien überhaupt und sind auf höheren Stadien unvollkommen ausgebildet, wenn die Myofibrillen in ein netzig differenziertes Bindegewebe eintreten. Vorwalten der Längsrichtung und annähernd parallelfaseriger Verlauf des Bindegewebes ist mit der Differenzierung von Muskelfasern und eines sie terminal umschließenden Sarcolemms verbunden.

Diese Auffassung würde sich meines Erachtens an sich bereits durch die hier bisher mitgeteilten Tatsachen als ausreichend begründet erweisen. Wir finden jedoch in den Hauptwissensgebieten der Anatomie weitere, sichere Stützen für sie.

In phylogenetischer Hinsicht wissen wir bestimmt, daß »Muskelfasern« erst ein Spätprodukt der stammesgeschichtlichen Entwicklung sind. Den Ausgang bilden Myocyten, die zu Symplasmen zusammengefügt sind. Anfangs ohne jede Beteiligung von intramuskulärem Bindegewebe (Acranier), später gleichzeitig mit dessen Vorhandensein besteht Kontinuität der Myofibrille mit der Inofibrille des Septums. In den Sarcoplasmabändern der Ammocoeten und Petromyzonten stellt sich zwar ein Fortschritt dar, aber es sind keine Muskelfasern vorhanden.

In ontogenetischer Hinsicht herrscht hier deutlich das biogenetische Grundgesetz. Die Ansichten gehen zwar darüber weit auseinander, ob die Muskelfaser aus einem Symplasma, einem Syncytium oder aus einer einzigen Myocyte entstehe, aber die Muskelfaser ist auf jeden Fall auch hier ein Spätprodukt.

Ich verweise für diese Frage auf die Sonderliteratur. Symplasmen: Godlewski, V. Schmidt, Katznelson. Syncytien: Maurer, Schieffer-

[1] Vgl. S. 90.

decker, Studnitzka. Auswachsen einer Zelle: Sunier, Tello. Verschiedene Modi: Asai, Häggqvist.

Die ontogenetische Parallele zu dem phylogenetischen Zustande der Acranier liegt ferner in der Tatsache, daß die Differenzierungsprodukte der Myocyten und Inocyten von vornherein in Kontinuität miteinander stehen (O. Schultze 1910, Held 1911, V. Schmidt 1927, Katznelson 1934/35, Wolhynski 1936).

Held erklärt ausdrücklich: »Das Sehnengewebe muß seiner Histogenese nach als von rein myoblastischer Natur angesehen werden, abgesehen von dem Teil, der später aus dem Perimysium der einzelnen Muskelfasern in die Sehne übergeht.« Auch Maurer (1915, S. 242) hält genetische Beziehungen zwischen Sehnenfibrillen und Muskelfasern für möglich in dem Sinne, daß die ersten sehnenbildenden Zellen, die in direktem Anschluß an die Myoblasten in den Extremitätenanlagen auftreten, Abkömmlinge der Myoblastenzellen selbst seien. Diese Frage, ob Myo- und Inocyten verschiedene Zellrassen oder Differenzierungen einer einheitlichen Zellrasse seien, ist ja häufig, wenn auch ohne einheitliches Ergebnis, erörtert worden (Godlewski 1902, Sunier 1913, Tello 1922, V. Schmidt 1927, Schaffer 1933, S. 204, Katznelson 1934/35).

Abweichende Angaben habe ich nur bei Sunier (1913) und Boeke (1914) gefunden; ersterer läßt (Selachier) die Myofibrillen zweier Myotome in verwickelter Weise nur aneinanderstoßen, letzterer läßt das Sarcolemm zwischen Myo- und Sehnenfibrillen treten, was jedoch nicht deren räumliche enge Zuordnung zueinander hindere. Tellos Untersuchungen (1922) gehen auf diese Frage nicht ein. Seine Angaben über die Entstehung der Muskelsehnenverbindung (S. 388ff.) beziehen sich auf eine spätere Zeit, in der die elementaren Vorgänge längst abgelaufen sein müssen. Welche Bedeutung den merkwürdigen von ihm beschriebenen Erscheinungen für die Entwicklung der Muskelsehnengrenze zukommt, läßt sich zur Zeit nicht sagen.

Sind Muskelfasern einmal vorhanden, so bringt in Hinsicht unseres Problems deren Vermehrung auf den endgültigen normierten Bestand eine erhebliche Schwierigkeit. Denn nach der am meisten verbreiteten Ansicht (Weismann 1863, Felix 1889, MacCallum 1898, Morpurgo 1899, Heidenhain 1911, Eisler 1921, Schaffer 1933, S. 202ff., Wolhynski 1936, vor allem aber Tello 1922) vermehren sich die Muskelfasern durch Teilung. Es ist besonders darauf hingewiesen worden (Studnitzka), wie schwer es sei, sich vorzustellen, in welcher Weise der Teilung und Vermehrung der Muskelfasern entsprechend in den Septa transversalia neue Sehnenfibrillen nicht nur entstehen, sondern auch in bestimmter Ordnung eingelagert werden können. Man könnte zwar gleichzeitiges Dickenwachstum und Teilung auch der Sehnenfibrillen annehmen, aber wir wissen darüber noch nichts. Einige Autoren — nach Schaffer (S. 204) sind selbst beim Neugeborenen nicht alle Myoblasten aufgebraucht — nehmen allerdings an, daß aus jungen Myoblasten ein späterer Zuschuß zu den vorhandenen Fasern erfolge; möglicherweise entstehen aus solchen Reservemyoblasten (Katznelson), wenn sie im Inneren

des Muskels liegen, die kurzen Fasersätze polyplastischer Muskeln — aber auch darüber fehlen zur Zeit Beobachtungen.

Zu diesen phylogenetischen und ontogenetischen, unsere Annahme stützenden Angaben sind in jüngster Zeit noch solche experimenteller Art gekommen. Durch einen ebenso einfachen wie sinnreichen und folgenschweren Versuch hat GOERTTLER (1935) innerhalb eines Muskels eine Gruppe von Muskelfasern derart in Tätigkeit treten lassen, daß sie sich nicht nur der Länge nach kontrahierten, sondern gleichzeitig senkrecht dazu beansprucht wurden. Dadurch kam es zur Aufhebung des Muskelfaserverbandes. Die Myofibrillen erfuhren eine Umordnung im Sinne der neuen Zugrichtungen. Das Ganze nahm den Charakter des Herzmuskelgewebes an. GOERTTLER schloß daraus, daß Muskelfaserbildung und Parallelgliederung funktionsbedingt seien; ändern sich diese in ganz anderem Sinne, so ändere sich auch die Gestalt der Elemente der quergestreiften Muskulatur. Die neugebildeten Fasern werden in ihre funktionswidrige Richtung »hineingeboren«; die Muskelfasern können fernerhin nicht mehr als Grundelement der quergestreiften Muskulatur aufgefaßt werden.

Die Ergebnisse der eigenen deskriptiv mikroskopisch-anatomischen Untersuchungen und die Ergebnisse phylogenetischer, ontogenetischer und experimenteller Forschungen stützen somit die Auffassung, daß die Muskelfaser anders zu bewerten sei, als bisher geschehen, nämlich als eine unter funktioneller Gleichrichtung entstandene Zusammenlagerung kontraktil differenzierter Strecken des allgemeinen Bindegewebsnetzes. Die hierfür entscheidenden Differenzierungsvorgänge müssen in sehr frühe Stadien der Ontogenese verlegt werden, und nur zwei Angaben sind mir bekannt geworden, die Wege für die weiteren einschlägigen und notwendigen Untersuchungen eröffnen.

Die Ursehnen sind nach HELD Plasmodesmen zwischen zwei zugespitzten fibrillenlosen Myoblasten. Die sich alsdann bildenden quergestreiften Myofibrillen verlängern sich in nicht mehr quergestreifte Fibrillen; diese wachsen in die kollagen gewordenen Plasmodesmen ein[1]. Sodann hat ERIK MÜLLER (1912) das präkollagene (argyrophile) Stützgewebe bei Acanthiasembryonen untersucht. Es bildet deren Skelett. In den Flossenanlagen besteht ein sehr regelmäßiges Netz; in diesem Stützgerüst sind die Muskelfasern dadurch aufgehängt, daß jeder Muskel durch ein mit den Stützfasern zusammenhängendes Netzwerk von Fasern umsponnen ist. Auch die Muskel-

[1] Vgl. auch S. 90.

fasern der Myocommata liegen in einem solchen dreidimensionalen argyrophilen Netz, dessen Beziehungen zu dem späteren kollagenen System ungeklärt blieben.

b) Die Bedeutung der Ontogenese für den Fortschritt der phylogenetischen Differenzierung des Muskelsystems.

Auch alle erblichen Umbildungen, auf denen der Fortschritt der Ausbildung des Muskelsystems beruht, müssen in dieser sehr frühen Periode der Ontogenese erfolgt sein. Als Klaatsch (1896) im Anschluß an die Darlegungen Nussbaums erklärte: »Die Veränderungen der Muskulatur greifen beim fertigen Tier an. Von diesem aus werden die embryologischen Verhältnisse beherrscht. Diesen eine aktive Bedeutung zuzuschreiben, ist unzulässig«, entsprach das der damaligen darwinistisch-lamarckistischen Auffassung und könnte auch heute nur unter derselben Voraussetzung und unter der Annahme der Vererbung erworbener Eigenschaften behauptet werden. Demgegenüber hat schon damals Nussbaum in mehreren Arbeiten (1896, 1898) mit triftigen, aus dem Tatsachenmaterial selbst geschöpften Gründen (besonders 1898, S. 464ff.) wahrscheinlich gemacht, daß nur in der Ontogenese die Möglichkeit für die Entstehung von erblichen Umbildungen im Muskelsystem gegeben sei. Bei der so außerordentlich frühen Anlage der bleibenden Form und Lage des Muskelsystems genüge schon eine geringe Verschiebung im Zellenmaterial, um bleibende Wirkungen großen Umfanges herbeizuführen.

Nussbaums Äußerung: »Im Embryo geht . . . die Umlagerung der Teile in solchem Grade vor sich, daß der Batrachiertypus des Beckenplexus der Spinalnerven und ihrer zugehörigen Oberschenkelmuskulatur unvermittelt und mit einem Schlage in den Säugetiertypus übergeführt werden könnte«, ist merkwürdig für eine Zeit, in der man von Genmutationen mit umfassender phänotypischer Wirkung noch nichts wußte. Es ist aber auch verständlich, daß Nussbaum Keimesänderungen in der unsichtbaren Entwicklung nicht in Betracht zog und nur an die Entstehung von Neubildungen in der sichtbaren Entwicklung dachte.

Alle Untersucher, die seitdem auf diese Fragen eingegangen sind, haben Nussbaum zugestimmt (Eisler, schon 1895, dann 1912, 1921; Cords 1921, 1922). Chaine (1918) hat die älteren Lehren Gadows (s. oben) dahin berichtigt, daß er Neu- und Umbildungen nicht an differenzierten Muskeln, sondern am Myotommaterial erfolgen lassen will. Mit Recht haben Eisler und Cords auf den wechselnden Massengehalt der Muskelblasteme und deren Entfaltung in einem gegebenen Raume (s. oben S. 28) Bezug ge-

nommen, um die Entstehung ontogenetischer Neubildungen im Muskelsystem zu erklären. Eine gute Zusammenstellung des ganzen einschlägigen Schrifttums gibt WEISSBERG (1932). Auch die neueren Untersuchungen von BACKMAN (1924) und KÖHLER (1928) über die Teilungsfähigkeit der Muskelanlagen im Sinne der Teilkörpertheorie beweisen, daß entscheidende Umbildungen im Muskelsystem auf einem sehr frühen Stadium der Anlage erfolgen müssen.

Ausdrücklich möchte ich jedoch betonen, daß ich solche Veränderungen nicht einer »Phylembryogenese« zuschreibe, sondern auf genotypische, mutative (»archallaktische« im Sinne SEWERTZOFFS [1931]) zurückführe, die in der sichtbaren Entwicklung zutage treten.

c) Vergleichung von Muskeln und fibrösen Bildungen.

Betrachten wir von dem bisher in diesem Abschnitt Gesagten aus die Neubildungen im Muskelsystem, so tritt für die Vergleichung ein neuer Gesichtspunkt auf, der nicht nur Einblick in das Wesen des Lagewechsels der Muskeln gewährt, sondern auch bei ihrer Homologisierung leiten kann. Die Vergleichung zwischen Muskeln und fibrösen Bildungen ist bisher nur für die Beurteilung von fibrösen Restgebilden fruchtbar gewesen.

In weitem Umfange ist dies bekanntlich durch SUTTON (1884—86) geschehen. Auf die umfangreiche Literatur dieser Frage (BARDELEBEN, RUGE, FORSTER [1915, 1916, 1918]) kann ich hier nicht eingehen und muß auf ihre Behandlung durch EISLER (1912, S. 43ff., und 1921) verweisen.

Die Vergleichung muß sich jedoch in Zukunft auch auf solche Bindegewebsstrukturen erstrecken, die myogenen Wert haben, d. h. auf solche Bindegewebsstrukturen, die in Hinsicht auf einen Muskel keine Rudimente, sondern Orimente darstellen. Ich bin bereits an anderer Stelle dieser Untersuchungen darauf eingegangen [M. trapezius (S. 15), Schichten der Bauchwandmuskeln (S. 11, 15 u. a.), M. sartorius des Frosches (S. 44)][1]. Ich möchte das Gesagte hier in zweierlei Hinsicht ergänzen.

Wir finden diese Umbildung fibröser Gebilde in Muskulatur anscheinend verwirklicht bei denjenigen Muskelvariationen, die EISLER (1901) als besondere Gruppe der »selbständig gewordenen Aberationen« bezeichnet hat. Er rechnete hierzu den M. sternalis (dessen Erblichkeit damals noch nicht feststand) und die Mm.

[1] Wichtig wäre es, die Gesichtsfascie bei Urodelen und Reptilien zu untersuchen, weil sich hierdurch möglicherweise die Bedingungen feststellen lassen, unter denen es zur Ausbreitung des M. sphincter colli und des Platysma auf das Gesicht bei Säugetieren kommt.

levator und depressor gl. thyreoideae. Jede sorgfältige Muskelpräparation an jedem einzelnen Organismus, vor allem natürlich die an jeder menschlichen Leiche, zeigt, daß die Grenzen des Lehrbuch- und Atlasbildes der Muskulatur an irgendeiner, meist an vielen Stellen überschritten werden. Die Bedeutung solcher Fälle muß erkannt und sollte auch im Unterricht stets gewürdigt werden. Denn sind solche Aberrationen im Tierstamme Ausdruck genotypischer Umbildung an den Blastemen und an den Räumen, und sind sie funktionell wertvoll, so leitet sich dadurch die Differenzierung und Verlagerung der Muskeln in neue Richtungen ein, wie dies im Panniculus carnosus der Säugetiere und der spärlichen Rumpfhautmuskulatur der Amphibien (CORDS 1921) deutlich wird. Hier ist auch nochmals auf den Befund LINDHARDTS am Froschartorius zu verweisen. Der FÜRBRINGERsche Satz von der »Omniserenz« der Muskeln kann leicht dahin mißverstanden werden und ist es auch wohl worden, daß die Muskeln ihre Befestigung suchen und finden. Wir müssen jedoch annehmen, daß die Myofibrillen als kontraktil werdende Differenzierungsprodukte eines gegebenen, myogenen Bindegewebes in ihre neue Faserrichtung und in den Zusammenhang mit ihren Befestigungen »hineingeboren« werden, um mich dieses treffenden Ausdruckes GOERTTLERS zu bedienen. Es ist daher nicht so, daß Muskeln ihre Befestigungen suchen und finden (wie EISLER 1912 meinte), sondern sie *haben* sie in jedem Falle.

Mit dieser Umwertung der quergestreiften Muskelfaser und den daran geknüpften Schlüssen soll ihre Zurückführung auf spezifische Myoblasten in keiner Weise eingeschränkt werden, was ja gegen den Augenschein bei der Myotomdifferenzierung spräche. Das schließt aber nicht aus, *den Zusammenhang zwischen dem animalen kontraktilen und dem vegetativen kollagenen Gewebe anders zu beurteilen als bisher*. Im Gebiete des peripherischen Nervensystems sind wir zu der gleichen Sachlage gelangt, hinsichtlich welcher BOEKE (1935) sagt:

»Mit dem Schematismus der starren Keimblattlehre des vorigen Jahrhunderts sind wir auf einen Irrweg geraten. Im Organismus trifft man überall ein Zusammenarbeiten von *lokalen* Elementen und muß besonders eine viel wichtigere Rolle der Bindegewebselemente im physiologischen *und* morphologischen Geschehen annehmen, als es in der vorigen Epoche unserer Wissenschaft geschah« (S. 605). Ich will dabei nicht verkennen, daß die Befunde, auf die sich BOEKE stützt, zur Zeit noch nicht allgemein anerkannt sind (NONIDEZ 1936).

Zweitens gehört hierher die Frage nach den Gründen der verschiedenen Gestalt der Enden der Muskelfasern. Die Anatomie begnügt sich auch heute noch mit der Feststellung, daß es eben pfahlförmige, zugespitzte, breite, verästelte Faserenden gibt, und daß möglicherweise die Ausnutzung des Raumes dabei eine Rolle spiele. Nach der bisherigen, ganz allgemein gültigen Ansicht müßte in diesem Falle die Gestalt der Muskelfaserenden das Bindegewebe hinsichtlich seiner Struktur induzieren. Daß dies hier nicht angenommen werden kann, habe ich (S. 69) gezeigt. Ich glaube auch nicht, daß in irgendeinem normalen Falle der Beweis dafür geführt werden kann. Daß man stets der, Bewegung zeigenden Muskelfaser den gestaltenden Einfluß auf das Bindegewebe beigemessen hat, ist menschlich verständlich, besonders unter dem Einfluß der jahrzehntelang durchgeführten Untersuchungen über funktionelle Anpassung und der dadurch genährten Vorstellung von der leichten Formbarkeit eines »passiven« durch ein »aktives« System. Daß auch das Bindegewebe mit etwas »Aktivem«, eben der Erhaltung bestimmter, urtümlicher Strukturen, in die Rechnung eingeht, wurde nie beachtet, tritt aber in neueren Untersuchungen immer deutlicher hervor. Ich habe jedenfalls in dieser Abhandlung gezeigt, daß seine Aktivität in der Formbildung auf einem Gebiete wirksam ist, wo man es am allerwenigsten erwartet hätte. So bin ich auch der Auffassung, daß die Gestalt der Muskelfaserenden in jedem Falle von der Struktur der örtlichen Bindegewebskörper beherrscht wird, mit denen die Fasern in Verbindung treten. Vielleicht steht auch die verschiedenartige Differenzierung des Sarcolemms an der Muskelsehnengrenze hiermit in Zusammenhang.

Als ein allgemeineres Ergebnis dieser Überlegungen möchte ich meinen Satz vom Jahre 1933b wiederholen, daß unsere Körpermuskulatur niemals aufhört, Hautmuskelschlauch zu sein. Was sich am Skelett befestigt, sind Züge des allgemeinen Bindegewebsnetzes, und wenn wir auch einen unmittelbaren Anschluß der Extremitäten an die Flossen nicht vollziehen können, steht es doch für letztere fest (Humphry 1871d) und läßt sich durch Präparation leicht erweisen, daß ihre Muskulatur in eine Fortsetzung der oberflächlichen Rumpffaszie eingescheidet ist. Es würde jedoch zu weit führen, die sich im Anschluß an die Dipnoerflossen (v. Davidoff und eigene Beobachtungen an der Lepidosirenflosse) und Urodelenextremitäten darbietenden Fragen der Vergleichung des fibrösen Skeletts der paarigen Flossen und Extremi-

täten hier zu behandeln. Dies und die Untersuchung anderer, hierfür bedeutsamer Gebiete (Kiefer- und Tympanalregion) mag der Zukunft überlassen bleiben. Die Vergleichung dürfte ebenso wertvoll und ergebnisreich sein, wie die der künstlich abgegrenzten Muskeln. Über diese letzteren sei noch kurz einiges hinzugefügt.

d) Der Muskel als fibrokontraktiles Organ.

Unsere Kenntnisse vom Muskelsystem beruhen auf der Beschreibung und Vergleichung von »Muskeln«, künstlich aus ihren Zusammenhängen gelösten, nur in ihrer Längendimension mit dem Skelett in Zusammenhang gelassenen Gebilden. Dieses methodisch notwendige, aber dem Sinne nach fehlerhafte Verfahren hat dazu geführt, vom passiven und aktiven Bewegungsapparat zu sprechen, obschon jede eingehende Befassung mit den Tatsachen genügt, zu zeigen, wie sehr man dabei jedes dieser Systeme seines morphologischen Eigenwertes entkleidet.

Benninghoff und Feneis haben in ihren Arbeiten insoweit schon mit dieser Auffassung gebrochen, als sie den Muskel sozusagen »der Quere nach« aus seiner Isolation gelöst und ihn in sich und mit seiner Umgebung zu einer höheren anatomischen und funktionellen Einheit verbunden haben. Die in der vorliegenden Untersuchung niedergelegten Tatsachen und Folgerungen erfordern es, den Muskel auch »der Länge nach« aus seiner Isolierung herauszuheben und als einen teilweise kontraktil differenzierten Abschnitt des Bindegewebssystems zu beurteilen, dessen Element, die quergestreifte Muskelfaser, nur unter bestimmten Bedingungen dazu gelangt, dies Element zu werden und zu bleiben. »Teilweise« kontraktil differenziert, weil infolge der vorhandenen verschieden langen Fasersätze im Inneren des Muskels (die möglicherweise Elemente verschiedener Myotome sind, Bardeen 1903, s. oben S. 42) erhebliche Strecken des Bindegewebes als »innere Sehnen« von der kontraktilen Differenzierung frei bleiben.

Der Muskel ist demnach ein f i b r o k o n t r a k t i l e s   O r g a n in wesentlich anderem Sinne, als bisher angenommen worden ist.

Hier bietet sich nun der Anschluß an die Untersuchungen von Lindhardt, denen wir so wichtige Aufschlüsse auch über die Funktion des Muskelbindegewebes verdanken. Vielleicht gelingt es in diesem Zusammenhange auch, sich eine Vorstellung von der Bedeutung der elastischen Sehnen und den Gründen ihres Vorkommens zu bilden.

v. Möllendorff (1933, S. 118) ist der Meinung, daß solche Sehnen beim Ausstrahlen von Muskelfasern in Haut oder Schleimhaut eine schwache, aber gleichmäßige Wirkung auf die Bewegung der Oberfläche ausüben. Das leuchtet nicht ein, da diese Sehnen durch ihre Elastizität ja die Wirkung der Kontraktion der Muskelfasern illusorisch machen würden. Anders wäre es, wenn ein solcher Hautmuskel aus verschieden langen Fasersätzen bestünde, wenn er im ganzen durch Spannung wirkte, diese Spannung aber durch Kontraktion nur einzelner, kürzerer Muskelfasern hervorgerufen und unterhalten würde. Diese kürzeren Fasern könnten ihre Kontraktion dann nur vollziehen, wenn sie mit elastischen Sehnen in Verbindung stunden. Elastische Sehnen würden sich demnach da bilden müssen, wo die Verlagerung des Insertionsgebietes in der Richtung des Muskelzuges eingeschränkt oder ganz aufgehoben ist. Am stärksten ist das bekanntlich der Fall bei den sog. »funktionslosen« Muskeln (Cords 1921), die nur durch Unterhaltung einer Spannung wirken. Diese Muskeln sollten daher auf ihren Gehalt an verschieden langen Fasersätzen und elastischen Sehnen hin untersucht werden.

Zusammenfassung der Hauptergebnisse.

Abschnitt I. Es wird eine Darstellung des Bindegewebsgerüstes der Rumpfwand einiger Fische und Urodelen nach makroskopischer und mikroskopischer Untersuchung gegeben, die Einlagerung der Muskulatur in dies Gerüst und das Auftreten sehniger Differenzierungen beschrieben. Die Septa transversalia sind Verflechtungen der Muskelfasersehnen und Perimysien; ihre Faserung gehört stets zwei benachbarten Segmenten an und läßt eine bestimmte Ordnung erkennen. Die Rumpfwandmuskulatur ist auf Fernwirkung hin gebaut. Ihre Leistung ist die Unterhaltung der gleichmäßigen Spannung bei nur teilweise kontrahierter Muskulatur. Kontraktion einzelner Myomeren erscheint nur möglich durch besonders regulierte, örtliche Herabsetzung dieser Spannung.

Es wird die Ansicht bestätigt, daß die Anordnung der Fischrippen in keiner Weise mit der Anordnung des fibrösen Gerüstes und der Muskulatur in funktionellen Zusammenhang gebracht werden kann. Die Bildung der Fischrippen wird im Sinne der Kühneschen Forschungen auf einen kaudalwärts oder kranialwärts wirkenden Rippenbildungsfaktor und Auslösung seiner Penetranz durch örtliche Reize zurückgeführt.

Die Vergleichung weist nach, daß innere, in bestimmter Richtung wirkende Faktoren, nicht aber Bedürfnisse des Organismus im Sinne des alten und neuen Psycholamarckismus die Differenzierung der Rumpfwand beherrschen. »Das Ganze« ist in Hinsicht auf die Struktur der Rumpfwand nicht als »kausativ wirkende vera causa« (Smuts 1935) anzusehen.

Abschnitt II. Die Längenverhältnisse der Muskelelemente. Die verschiedene Länge der Fleischfasern innerhalb

eines Muskels wird durch neue Beispiele belegt und in ihrer Bedeutung gewürdigt. Die in der gegenwärtigen Literatur kaum zur Geltung gelangende Tatsache des Aufbaues eines Myomers oder Muskels aus verschiedenen Faserlängen und der allseitigen Einlagerung der kurzen Fasern in das Muskelbindegewebe wird in ihrer historischen Entwicklung dargestellt und durch Beispiele (Fische, Amphibien, Reptilien) belegt. Die Ergebnisse der in der deutschen anatomischen Literatur unbekannt gebliebenen Arbeiten LINDHARDTS werden zu den ermittelten Tatsachen in Beziehung gesetzt. Neue Vorstellungen von der Tätigkeit des Muskels.

Die Verhältnisse an der Muskelsehnengrenze werden zunächst dem gröberen Verhalten nach dargestellt. Jedem Myofibrillenbündel ist ein Sehnenfibrillenbündel nicht nur im allgemeinen zugeordnet; es findet vielmehr strenge Zuordnung hinsichtlich der Faserrichtung statt. Verästelte Muskelfasern in Verbindung mit netzförmiger Struktur der Sehnen. Die feineren Verhältnisse an der Muskelsehnengrenze werden nach Untersuchungen im polarisierten Licht unter Benutzung des Binokulars geschildert. Die Befunde O. SCHULTZES (1910—1914) und W. J. SCHMIDTS (1936) werden bestätigt und an besonders ausgewähltem Material ergänzt. Die Zuordnung je einer Myofibrille zu je einer Sehnenfibrille und deren Kontinuität läßt sich für die meisten Fälle beweisen. Das Sarcolemm an der Fasergrenze erweist sich, soweit es vorhanden ist, bei plastischer Betrachtung als feinstes Geflecht doppeltbrechender Fibrillen. Es wird der Versuch gemacht, die verschiedenen Typen des Muskelsehnenüberganges mit der Bildung des Sarcolemms am Muskelfaserende in Zusammenhang zu setzen. — Auch die Enden der Muskelfasern dienen der Kraftübertragung.

Abschnitt III. Nach kurzer Besprechung des Baues der Sehnen und besonderer Hervorhebung der Tatsache, daß sie niemals streng parallelfaserig sind (durchflochten, spiralig), wird die Vergleichung homologer Skelettsehnen vorgenommen. Feststellung der phylogenetischen Verlängerung der Sehnen homologer Muskeln. Stammesgeschichtliche Regulation der Muskel- und Sehnenlänge im Zusammenhang mit der Differenzierung der Junkturen. Der proximale Teil der Skelettsehne bildet sich aus dem Muskel. Vergleichung des Insertionsteiles. Weitgehende Unabhängigkeit der Differenzierung des Muskelsystems von der des Skelettsystems. Neue Muskeln werden in vorhandene, zum Skelett ziehende

Bindegewebsstrukturen eingeordnet. »Mittelbare« und »unmittelbare« Befestigung der Muskeln am Skelett an Hand der Literatur und eigener Befunde. Beschreibung der Insertionspolster — verästelte Muskelfasern in ein umschriebenes Bindegewebsnetz ausstrahlend — als primitivste Form einer Skelettbefestigung. Reaktion des Knorpels an der Befestigungsstelle nachgewiesen. Entstehung des mittleren Teiles der Skelettsehnen aus dem Netz durch Steilstellung der Maschen, des distalen Abschnittes aus dem Knorpel.

Abschnitt IV. Überblick über die Differenzierung des Muskelsystems. Durch welche histogenetischen Vorgänge gelangt der Muskel dazu, seine Befestigung zu verlegen? Umwertung des Begriffes der quergestreiften Muskelfaser. Stützen dieser Ansicht aus der bisherigen Literatur (phylogenetisch, ontogenetisch, experimentell). Bedeutung der frühen Ontogenese für den Fortschritt der phylogenetischen Differenzierung des Muskelsystems (Blasteme und Raum). Vergleichung von Muskeln mit fibrösen Bildungen. Es gibt fibröse Bildungen, die in prospektiver Hinsicht Muskeln sind. Muskeln suchen und finden ihre Insertionen nicht, sondern haben sie in jedem Falle (werden in ihre Verbindungen »hineingeboren«). Zurückführung der Myofibrillen auf spezifische Myoblasten, aber neue Beurteilung des Zusammenhanges zwischen animalem kontraktilem und vegetativem kollagenem Gewebe. Kritik daran, daß man jenes dem aktiven, dieses dem passiven System zurechnet. Die Körpermuskulatur hört niemals auf, Hautmuskelschlauch zu sein. »Muskeln« sind künstlich abgegrenzte Bildungen, die, wie es bereits »der Quere nach« geschehen ist (Benninghof, Feneis), auch in der Längsdimension aus ihrer Isolierung befreit werden müssen. Übereinstimmung mit Lindhardts Untersuchungsergebnissen.

Begonnen im Jahre 1931.

Beendet Würzburg, 9. Februar 1937.

Schrifttum.

Alezais, C. r. Soc. Biol. Paris 1899. — Asai, Arch. mikrosk. Anat. Bd. 86. 1915. — Backman, Acta Univ. Latviensis 1924. — Baldwin, Morph. Jahrb. Bd. 45. 1913. — Bardeen, Anat. Anz. Bd. 23. 1903. — Bluntschli, Verh. anat. Ges. 1913. — Boeke, Anat. Anz. Bd. 33. 1908. — Boeke, Versl. Akad. Wetensch. Amsterd., Wis-en natuurkd. Afd. Bd. 23. 1914. — Boeke, Innervationsstudien VIII. Z. mikrosk.-anat. Forschg. Bd. 38. 1935. — Benninghoff,

Verh. dtsch-orthop. Ges. 1935. — Braus, Lehrbuch d. Anat. 1. Aufl. Bd. 1. 1921. — Bütschli, Vorlesungen üb. Vergl. Anat. Bd. 1. 1910. — Chaine, C. r. Acad. Sci. Paris, Bd. 167. 1918. — Chevrel, Arch. zool. exp. gén. Bd. 52. 1913. — Clara, Z. mikrosk.-anat. Forschg. Bd. 23. 1931. — Cords, Zool. Jb., Anat. Abt. Bd. 42. 1921; Z. Anat. Bd. 65. 1922. — Danforth, Journ. of Morph. Bd. 24. 1913. — Dietz, Anat. Anz. Bd. 44. 1913. — Dobson, J. anat. phys. Bd. 19. 1885. — Dogiel, Arch. mikrosk. Anat. Bd. 59. 1901; Bd. 67. 1906; Bd. 68. 1906. — Dolgo-Saburoff, Anat. Anz. Bd. 68. 1929; Bull. de l'Inst. Lesshaft. Bd. 16. 1930 (russisch, unzugänglich); Morph. Jahrb. Bd. 75. 1935. — Drüner, Zool. Jb., Anat. Abt. Bd. 19. 1904; Z. Anat. Bd. 79. 1926. — Eisler, Z. Morph. u. Anthrop. Bd. 3. 1901; Abh. Naturf. Ges. Halle. Bd. 19. 1895; Muskeln des Stammes. In Bardelebens Handb. 1912; Beitrag »Muskeln« Erg. Anat. Bd. 24. 1922. — Emalianoff, Rev. zool. russe. Bd. 8. 1928. — Felix, Kölliker-Festschrift 1886; Anat. Anz. Bd. 3. 1888. — Feneis, Morph. Jahrb. Bd. 76. 1935. — R. Fick, Allg. Gelenk- u. Muskelmechanik. 2. Teil. 1910; Diskussion zu Schultzes Vortrag. Verh. anat. Ges. 1911; Z. orthop. Chir. Bd. 38. 1917; Sitzgsber. preuß. Akad. Wiss., Physik.-math. Kl. vom 17. Juni 1920 (Sonderabdruck, sign. LIV, 1921); Ebenda, vom 12. Nov. (Sonderabdruck, sign. XXIX, 1925); Wien. Arch. inn. Med. Bd. 10. 1925. — Forster, Arch. f. Anat. 1915 (ersch. 1916); Z. Morph. u. Anthrop. Bd. 19. 1916; Anat. Anz. Bd. 51. 1918. — Franz, Morphologie der Acranier. Erg. Anat. Bd. 27. 1927. — Fränkel und Frohse, Die Muskeln des menschlichen Armes. In Bardelebens Handb. 1908. — Frey, Histologie u. Histochemie des Menschen. 1859. — Froriep, Arch. f. Anat. 1878. — Gadow, J. of Anat. a. Physiol. Bd. 16. 1882. — Gage, The Microscope, Bd. 8. 1888 (unzugänglich); Proc. amer. Soc. of microscopy, 13. anual meeting 1890. — Gegenbaur, Lehrb. d. Vgl. Anat. Bd. 1. 1898. — Glaesmer, Morph. Jahrb. Bd. 38. 1908; Bd. 41. 1910; Bd. 45. 1913. — Goeppert, Morph. Jahrb. Bd. 23. 1895. — Goerttler, Verh. dtsch. orthop. Ges. 1935. — Godlewski, Arch. mikrosk. Anat. Bd. 60. 1902. — Graeper und Nähring, Z. mikrosk.-anat. Forschg. Bd. 23. 1931. — Grenacher, Z. Zool. Bd. 17. 1867. — Griesmann, Internat. Monatsschr. Bd. 29. 1913. — Häggquist, Anat. Anz. Bd. 53. 1920/21 (a); Ebenda (b); Z. mikrosk.-anat. Forschg. Bd. 4. 1926; Beitrag in v. Möllendorffs Handb. Bd. 2. Teil 3. 1931. — M. Heidenhain, Die kontraktile Substanz usw. In Bardelebens Handb. Bd. 8. 1911. — Held, Diskussion zum Vortrag von O. Schultze. Verh. anat. Ges. 1911. — Heringa und Minaert, Proc. Koningl. Akad. Wetensch. Bd. 29, S. 1085 u. 1385. 1926. — Herzig, Sitzgsber. kgl. Akad. Wiss., Math.-naturwiss. Kl. Bd. 30. 1858. — Herzig und Biesadecki, Ebenda. Bd. 30. 1858. — Hoehl, Anat. Anz. Bd. 14. 1898. — Holmgren und Stensiö, Cranium und Visceralskelett der Acranier, Cyclostomen und Fische. Handb. d. vgl. Anat. d. Wirbelt. Bd. 4. 1936. — Humphry, Muscles and nerves of the Cryptobranchus jap. J. of Anat. a. Physiol. Bd. 6. 1871/72 (a). — Humphry, Muscles of Lepidosiren. Ebenda (b). — Humphry, Muscles of the Dogfish. Ebenda (c). — Humphry, Muscles of Ceratodus. Ebenda (d). — Humphry, The disposition of muscles in vertebr. animals. Ebenda (e). — Kaneko, Arch. Entw.mechan. Bd. 18. 1904. — Katznelson, Anat. Rec. Bd. 61. 1934/35. — Knauer, Arb. zool. Inst. Wien. Bd. 18. 1910. — Köhler, Mehrlingsbildungen menschlicher Muskeln. Med. Diss. Tübingen 1928. — Kölliker, Handb. d. Gewebelehre.

4. Aufl. 1863. 5. Aufl. 1867. 6. Aufl. 1889 (Bd. I). — KÜHNE, Die Zwillingswirbelsäule, eine erbgenetische Forschung. Z. Morph. u. Anthrop. Bd. 35. 1936. — LANSIMAKI, Anat. H. Bd. 42. 1910. — LANGELAAN, Versl. Akad. Wetensch. Amsterd., Wis- en natuurkd. Afd. 1904. — LAUX, Ann. d'anat. path. Bd. 7. 1930. — LINDHARDT, On the structure of some muscles in the frog. Festschrift f. Krogh. Kopenhagen 1926. — LINDHARDT, Der Skelettmuskel und seine Funktion. Erg. Physiol. Bd. 33. 1931. — LOGINOW, Arch. f. Anat. 1912. — LUBOSCH, Biol. Zbl. Bd. 28. 1908; Anat. Anz. Bd. 35. 1910; Z. mikrosk.-anat. Forschg. Bd. 11. 1927; Morph. Jahrb. Bd. 61. 1929. — Über bestimmt gerichtete stammesgeschichtliche Entwicklung (Orthogenese) insbesondere beim Menschen. Festvortrag, geh. in d. Jahresschlußsitzung. Verh. physik.-med. Ges. Würzburg. N. F. Bd. 58. 1933 (a); Morph. Jahrb. Bd. 72. 1933 (b). — MAURER, Morph. Jahrb. Bd. 21. 1892; Bd. 18. 1892; Jena. Z. Naturwiss. N. F. Bd. 40. 1910; Bd. 42. 1912; Grundzüge d. vergl. Gewebelehre. Leipzig 1915. — MAC CALLUM, Bull. Hopkins Hosp. 1898. — MAYEDA, Z. Biol. Bd. 27. N. F. Bd. 9. 1890. — MIJSBERG, Z. Anat. Bd. 79. 1926. — v. MÖLLENDORFF, Lehrb. d. Histologie usw. 23. Aufl. 1933. — MOLLIER, Z. Anat. Bd. 93. 1930. — MORPURGO, Anat. Anz. Bd. 15. 1899. — MÜLLER, ERIK, Kgl. Svenska Vetensch. Akad. Handlingar. Bd. 49. 1912. — MÜLLER, HELENE, Z. Zool. Bd. 118. 1921. — NAGEL, Z. Zellforschg. Bd. 22. 1935. — NAKADAI, J. of the Kumamoto Medical Soc. Bd. 8. 1932. — NAUCK, Morph. Jahrb. Bd. 68. 1931. — NISHI, Fol. anat. jap. Bd. 1. 1923; Bd. 3. 1925. — NUSSBAUM, Verh. anat. Ges. 1896; Arch. mikrosk. Anat. Bd. 47. 1896; Bd. 52. 1898. — PAPPENHEIMER, Zieglers Beitr. Bd. 24. 1918. — PETERFI, Arch. mikrosk. Anat. Bd. 83. 1913. — PLENK, Erg. Anat. Bd. 27. 1927. — QUAST, Z. mikrosk. Forschg. Bd. 4. 1925; Bd. 8. 1926. — RAUTHER, Abschnitt »Muskulatur« in BRONNS Klassen u. Ordn. VI, Abt. I, Buch 2 — Echte Fische, Lfg 4. 1933. — REMANE, Wirbelsäule und ihre Abkömmlinge. Im Handb. d. vergl. Anat. d. Wirbeltiere. Bd. 4. 1936. — RISSMANN, Morph. Jahrb. Bd. 73. 1933. — ROLLETT, Sitzgsber. Akad. Wiss. Wien. Math.-naturwiss. Kl. Bd. 21. 1856. — ROUX, Ges. Abhandl. Bd. 1: Beiträge zur funktionellen Anpassung. 1895. — SCHABADASCH, Morph. Jahrb. Bd. 76. 1935. — SCHAFFER, Lehrb. d. Histologie usw. 3. Aufl. 1933. — SCHIEFFERDECKER, Dtsch. Z. Nervenheilk. Bd. 25. 1903; Arch. mikrosk. Anat. Bd. 78. 1911. — V. SCHMIDT, Z. mikrosk.-anat. Forschg. Bd. 8. 1927. — W. J. SCHMIDT, Z. Zellforschg. Bd. 24. 1936. — SCHNEIDER, Beitr. zur vergl. Anat. u. Entwickl. d. Wirbeltiere. 1879. — SCHUBERT, Anat. Anz. Bd. 73. 1931. — SCHÜLE, Z. mikrosk.-anat. Forschg. Bd. 37. 1935. — O. SCHULTZE, Sitzgsber. physik.-med. Ges. Würzburg 1910; Verh. physik.-med. Ges. Würzburg. N. F. Bd. 41. 1911; Arch. mikrosk. Anat. Bd. 79. 1912; Verh. anat. Ges. 1911; Anat. Anz. Bd. 44. 1913; Bd. 45. 1913; Verh. anat. Ges. 1914. — SELLA, Atti delle regia Akad. dei Lincei Rendiconti. Bd. 33. 1924. — SEYDEL, Morph. Jahrb. Bd. 18. 1892. — SEWERTZOFF, Morph. Gesetzmäßigkeiten der Evolution 1931. — SMUTS, Die causale Bedeutung des Holismus. Brief an A. Meyer. In: SUDHOFFS Arch. Bd. 27. 1935. — STRASSER, Zur Lehre von der Ortsbewegung der Fische. Stuttgart 1882. — STUDNITZKA, Anat. H. 58. 1920. — SUNIER, Tijdschr. nederl. dierkd. Ver.igg. 1913. — SUTTON, J. of anat. a. physiol. Bd. 18. 1884; Bd. 19. 1885; Bd. 20. 1886. — TANDLER, Z. Zool. Bd. 75. 1903. — TELLO, Z. Anat. Bd. 64. 1922. — TERGAST, Arch. mikrosk.

Anat. Bd. 9. 1872. — Thoma, Virchows Arch. Bd. 141. 1908. — Uweda, Morph. Jahrb. Bd. 56. 1926. — Vieström, Anat. Anz. Bd. 13. 1897. — Voss, Z. mikrosk.-anat. Forschg. Bd. 36. 1934; 38. 1935; Klin. Woch. Bd. 15. 1936 (Nr. 50 vom 12. Dez.). — Wagener, Reicherts Arch. 1863. — Weidenreich, Verh. anat. Ges. 1922. — Weismann, Z. rat. Med. Bd. 10. 1861; Bd. 12. 1863. — Weissberg, Anat. Anz. Bd. 74. 1932. — Weiss et Rouvière, Bibliographie anatomique. Bd. 25. 1914/18. — Wöhlisch, Erg. Physiol. Bd. 34. 1932. — Wolff, Über den Zusammenhang des Muskels mit der Sehne. Diss. inaug. med. Berlin 1877. — Wolhynski, Anat. Anz. Bd. 82. 1936.

Nachtrag: Benninghof, Verh. anat. Ges. 1924. — Braus, Morph. Jahrb., Bd. 38. 1908. — Allis, J. Morph. a. Physiol., Bd. 12. 1897. — Allis, Ebenda, Bd. 18. 1903. — Bridge, Proc. zool. Soc. London 1897.

Nachträge bei der Revision (8. Juli 1937)

Auf Studnitzkas erweiterte Fassung (Anat. Anz. Bd. 57. 1924) seiner in tschechischer Sprache veröffentlichten Arbeit (1922) wurde ich erst durch seine jüngste Arbeit (Z. Zellforschg 1937, H. 1, abgeschl. 10. II. 1937) aufmerksam. St. hat damals den Übergang beider Fibrillenarten ineinander festgestellt (Schwanzmuskulatur Siredon), ebenso die Erscheinung, die ich jetzt als »Zuordnung der Bindegewebs- zu den Myofibrillen« beschrieben habe. Myofibrillen und Bindegewebsfibrillen sind für St. Produkte der Umwandlung des Protoplasmas; kein prinzipieller Unterschied zwischen beiden.

In seiner jüngsten Arbeit beschreibt St. den Bau der Myomeren und Septen [Acranier, Myxine, Torpedo, Spinax, Esox (Embryonen und Erwachsene), Larven von Amblystoma und Pelobates]: Primitive Mesostromaverbindungen: kontinuierliche Verbindungen, solange kein Sarcolemm vorhanden ist; nach dessen Auftreten Übergang nicht immer deutlich, aber doch nachweisbar (Bielschowski-Methode). Sarcolemm eine kollagene Differenzierung (Esox). Bestätigung (Pelobates) der Befunde von W. J. Schmidt. Die Muskelfasern erstrecken sich mit ihren sehnigen Fortsetzungen durch das Septum in das nächste Myomer; bei Esox (11 mm) laufen Muskelfasern durch das Septum hindurch (vgl. meine Befunde bei Chimaera) Beschreibung der »Verzahnung« der Muskelfasern (Myxine, Esox), der »Mikrosehnen«, die nicht Muskeln, sondern Muskelfasern verbinden, der kurzen, mit Mikrosehnen verbundenen Fasern in den Myomeren (Pelobates), der »Zuordnung« der Ino- zu den Myofibrillen (bes. Esox, Fig. 25). Abbildung eines »Insertionspolsters« (Fig. 22, Spinax) mit allerdings anderer Deutung. In all diesen Punkten besteht weitgehende Übereinstimmung mit meinen Befunden. Hinsichtlich des intermuskulären Bindegewebes und seiner Beziehung zu den Septen ist St. jedoch zu abweichenden Auffassungen gelangt.

Die Beobachtungen am M. tibialis anterior (Kolb, Z. f. d. g. Anat. Bd. 107. H. 1, abgeschl. 19. IV. 1937) lehren nach des Verfassers eigenen Worten, daß sich bei seiner Kontraktion im Muskel selbst Verlagerungen abspielen müssen, die wahrscheinlich ziemlich komplizierter Natur sind. — Meine Angaben über die Arbeiten von Lindhardt beziehen sich nur auf die anatomische Literatur; in der neuesten physiologischen Literatur sind sie bekannt (Rein, Lehrbuch d. Physiologie; Heinrich, Z. f. d. Ges. Naturw. Bd. 2. 1936/37).



